

SÉRIE A, N° 3043

N° D'ORDRE :

3915

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ROSINE CHANDEBOIS

Chef de Travaux à la Faculté des Sciences de Marseille

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LA RÉGÉNÉRATION DE LA
PLANAIRE MARINE *Procerodes lobata* O. SCHMIDT.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 19 juin 1956 devant la Commission d'examen.

MM. L. GALLIEN *Président.*

R. M. MAY } *Examineurs.*

B. POSSOMPÈS }

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1957

CHESSES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS



Digitized by the Internet Archive
in 2026

FACULTE DES SCIENCES DE L'UNIVERSITE DE PARIS

Doyen J. PÉRÈS

PROFESSEURS

À. JULIA.....	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	MAX MORAND.....	Physique.
A. DENJOY.....	T	Théorie des Fonctions.	SOLEILLET.....	T Physique.
L. LATAUD.....	T	Géogr. physique et Géol. dynamique.	FORTIER.....	T Mécanique expérimentale des fluides.
E. DARMOIS.....	T	Enseignement de Physique	DANJON.....	T Astronomie.
Robert LÉVY.....	T	Physiologie comparée.	FROMAGEOT.....	T Chimie biologique.
Foch.....	T	Mécanique physique et expérimentale.	LAPORTE.....	T Physique générale et Radio-activité.
PAUTHENIER.....	T	Electrotechnique générale	JANET.....	T Mécanique analytique et Mécanique céleste.
DE BROGLIE.....	T	Théories physiques.	PETIT.....	T Biologie maritime.
JOB.....	T	Chimie générale.	QUENEY.....	T Météorologie et dynamique atmosphérique.
PRENANT.....	T	Anatomie et Histologie comparées.	GALLIEN.....	T Biologie animale (P.C.B.)
GARNIER.....	T	Géométrie supérieure.	EICHHORN.....	T Biologie végétale (P.C.B.)
PÉRÈS.....	T	Mécanique des fluides et applications.	DE CUGNAC.....	T Biologie végétale (P.C.B.)
LAUGIER.....	T	Physiologie générale.	M ^{lle} CAUCHOIS.....	T Chimie-Physique.
M. CURIE.....	T	Physique (P.C.B.).	THELLIER.....	T Physique du Globe.
VALIRON.....	T	Calcul différentiel et Calcul intégral.	AUDUBERT.....	T Electrochimie.
BARRABÉ.....	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.	L'HÉRITIER.....	T Génétique.
G. DARMOIS.....	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	GRIVET.....	T Radioélectrité.
Jacques BOURCART.	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	PONCIN.....	T Mécanique des fluides.
AUBEL.....	T	Chimie biologique.	THIERY.....	T Mécanique appliquée.
M ^{me} JOLIOT-CURIE.	T	Physique générale et Radioactivité.	DUBREIL.....	T Arithmétique et théorie des nombres.
PLANTFOL.....	T	Botanique	QUELET.....	T Chimie organique.
CABANNES.....	T	Recherches physiques.	CAGNIARD.....	T Géophysique appliquée.
GRASSÉ.....	T	Evolution des êtres organisés.	CHAMPETIER.....	T Chimie macromoléculaire.
PRÉVOST.....	T	Chimie organique.	CUVILLIER.....	T Géologie structurale et Géologie appliquée.
BOULIGAND.....	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	JUNG.....	T Pétrographie.
CHAUDRON.....	T	Chimie appliquée.	TRILLAT.....	T Chimie-Physique.
VYANT.....	T	Minéralogie.	WIEMANN.....	T Chimie (P.C.B.).
FEISSIER.....	T	Zoologie.	JACQUINOT.....	T Physique (P.C.B.).
MANGENOT.....	T	Biologie végétale.	VASSY.....	Physique de l'atmosphère
P. AUGER.....	T	Physique quantique et relativité.	DESTOUCHES.....	T Théories physiques.
MONNIER.....	T	Physiologie générale.	M. PRUVOST.....	T Géologie.
FIVETEAU.....	T	Géologie.	AMIEL.....	T Chimie (P.C.B.).
ROCARD.....	T	Physique.	HOCART.....	T Minéralogie.
H. CARTAN.....	T	Mathématiques générales.	J.-P. MATHIEU.....	T Physique (P.C.B.).
LAFFITTE.....	T	Chimie générale.	COUTEAUX.....	Biologie animale (P.C.B.)
PAYARD.....	T	Mécanique générale.	MAY.....	Biologie animale (P.C.B.)
COULOMB.....	T	Physique du Globe.	CHROQUET.....	T Calcul différentiel
M ^{lle} COUSIN.....	T	Biologie animale (P.C.B.)	FELDMANN.....	Biologie (P.C.B.).
CHÉTIEN.....	T	Chimie minérale.	GUINIER.....	T Physique (P.C.B.).
P. DRACH.....	T	Zoologie.	JOST.....	T Biologie (P.C.B.).
KASTLER.....	T	Physique.	FORTET.....	Calcul des probabilités
EPHROSSI.....	T	Génétique.	SCHWARTZ.....	T Méthode mathémat. de la Physique.
WURMSER.....	T	Biologie physico-chimique.	CHOUARD.....	T Physiologie végétale.
RIVIÈRE.....	T	Géologie (P.C.B.).	MALAYARD.....	T Aviation.
GAUTHIERET.....	T	Biologie végétale (P.C.B.)	BRELOT.....	T Calcul différentiel.
LUCAS.....	T	Physique.	NORMANT.....	T Chimie (P.C.B.).
A. THOMAS.....	T	Biologie cellulaire.	BÉNARD.....	Chimie (P.C.B.).
ARNULF.....	T	Optique appliquée.	BUVAT.....	Botanique (E.N.S.).
			DUGUÉ.....	Statistiques mathématiques.
			GELOSO.....	Chimie (P.C.B.).
			SOULAIRAC.....	Psychophysologie.
			ULRICH.....	Physiologie végétale.
			MARÉCHAL.....	Optique théorique et appliquée.

Secrétaire Général CH. MONIER.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LA RÉGÉNÉRATION DE LA PLANAIRE MARINE *PROCERODES LOBATA* O. SCHMIDT

(Avec 111 figures).

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	3
I. — <i>Matériel</i> : 1) Choix de l'espèce. — 2) Caractères biologiques de l'espèce (p. 4-5).	
II. — <i>Techniques</i> (p. 6).	
III. — <i>Les facultés régénératrices de P. lobata</i> : <i>Plan du mémoire</i> (p. 7).	
CHAPITRE PREMIER. — LES PROCESSUS PRÉLIMINAIRES DE LA RÉGÉNÉRATION.	8
I. — <i>Processus observés sur une section transversale</i> . — 1) Contractions musculaires (p. 8). — 2) Processus de fermeture des sections (p. 8). — 3) Rapports entre la cicatrisation et la forme du blastème (p. 10).	
II. — <i>Variations des processus de fermeture des sections transversales en fonction du niveau</i> : 1) Variations de l'intensité de la contraction (p. 12). — 2) Variations de la vitesse de fermeture en fonction du niveau (p. 12). — 3) Influence du gradient de vitesse de fermeture sur la mortalité des fragments (p. 16). — 4) Influence du gradient de vitesse de fermeture sur la vitesse de régénération (p. 17).	
III. — <i>Variations des processus préliminaires de la régénération en fonction du milieu</i> (p. 17).	
IV. — <i>Résumé</i> (p. 18).	
CHAPITRE II. — LA RÉGÉNÉRATION ASYMÉTRIQUE	19
I. — <i>Régénérats asymétriques se formant à partir d'une section transversale complète</i> (p. 19) : Etude expérimentale de l'inhibition de la région retardée : renversement de l'asymétrie.	
II. — <i>Formations doubles</i> (p. 24).	
III. — <i>Régénération sur des sections transversale et sagittale combinées</i> (p. 26).	
IV. — <i>Discussion</i> (p. 28) : 1) Nature et mécanismes normaux de régulation des systèmes morphogénétiques (p. 28). — 2) Mécanismes de détermination des régénérats se formant sur une portion de section (p. 30). — 3) Formation des régénérats asymétriques en milieu hypertonique (p. 31).	
V. — <i>Résumé</i> (p. 33).	

CHAPITRE III. — LES TÊTES TÉRATOMORPHIQUES	Pages 33
I. — <i>Description des têtes tératomorphiques</i> (p. 33) : 1) Evolution des régénérats (p. 33). — 2) Invaginations épidermiques dans les têtes tératomorphiques (p. 38). — 3) Sériation des anomalies (p. 38).	
II. — <i>Facteurs déterminant la production des têtes tératomorphiques</i> (p. 42) : Etude expérimentale de l'action de la forme des sections sur la détermination des régénérats (p. 43).	
III. — <i>Discussion</i> (p. 47) : 1) Mécanismes de détermination des têtes tératomorphiques (p. 48) — 2) Phénomènes de régulation dans les têtes tératomorphiques (p. 50). — 3) Interprétation des invaginations épidermiques (p. 51). — 4) Nature des systèmes autorégulateurs (p. 51).	
IV. — <i>Résumé</i> (p. 52).	
CHAPITRE IV. — LES HÉTÉROMORPHOSES	52
I. — <i>Description des anomalies</i> (p. 53) : 1) Têtes hétéromorphiques (p. 53). — 2) Queues hétéromorphiques (p. 54). — 3) Influence du niveau sur l'hétéromorphose (p. 57).	
II. — <i>Facteurs influençant l'hétéromorphose</i> (p. 59).	
III. — <i>Discussion</i> (p. 61) : 1) Constitution des régénérats hétéromorphiques et développement des organes supplémentaires secondaires (p. 61). — 2) Variations de la structure des queues hétéromorphiques en fonction du niveau (p. 63). — 3) Déterminisme de l'hétéromorphose (p. 64).	
IV. — <i>Résumé</i> (p. 66).	
CHAPITRE V. — LES HÉMIHÉTÉROMORPHOSES	66
I. — <i>Description des anomalies</i> (p. 67) : 1) Hémihétéromorphoses de queue (p. 67). — A. Hémihétéromorphoses primaires (p. 67). — B. Hémihétéromorphoses secondaires (p. 69). — C. Pharynx supplémentaires (p. 71). — Sériation des anomalies (p. 74). — 2) Hémihétéromorphose de tête (p. 74).	
II. — <i>Facteurs influençant l'hémihétéromorphose</i> (p. 76).	
III. — <i>Etude expérimentale de la formation des queues hémihétéromorphiques</i> (p. 78).	
IV. — <i>Discussion</i> (p. 81).	
V. — <i>Résumé</i> (p. 86).	
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	86
1) Nature des systèmes morphogénétiques (p. 86). — 2) Autorégulation des systèmes (p. 87). — 3) Rôle morphogénétique du mésenchyme (p. 88). — 4) Importance des processus cicatriciels (p. 88). — 5) L'hétéromorphose (p. 88). — 6) Epimorphose et morphallaxie régulatrices sans section (p. 89). — 7) Sériation des anomalies (p. 90). — 8) Systèmes morphogénétiques et individualité (p. 91).	
RÉSUMÉ.	91
TRAVAUX CITÉS.	93

INTRODUCTION

A l'inverse des Planaires d'eau douce qui ont suscité maints travaux sur la morphogénèse, les Triclades marines n'ont intéressé jusqu'ici qu'un nombre très restreint de chercheurs. Cependant, LUS en 1926 a révélé avec *Cercyra papillosa* et *Procerodes lobata* un matériel exceptionnel où la production des régénérats anormaux semble défier les règles les plus élémentaires de la morphogénèse. Quelques auteurs comme CHILD, ABELOOS, BRÖNSTED, ont tenté, dans des ouvrages de synthèse, d'expliquer ces anomalies à la lumière de concepts variés (gradients métaboliques, territoires morphogénétiques, gradients de vitesse de régénération), mais aucune recherche expérimentale ne devait plus être entreprise sur ces espèces. C'est pourquoi mon maître, M. le professeur ABELOOS, après m'avoir signalé quelques stations de Triclades sur les rivages du Golfe de Marseille, voulut bien me confier l'étude de ce matériel en novembre 1948.

L'espèce étudiée, *P. lobata*, est une Planaire supra-littorale, adaptée à un biotope très particulier où les conditions de salinité et de température sont très variables. Ces grandes facultés d'adaptation, qui persistent chez l'individu en régénération, m'ont ouvert un champ expérimental assez étendu. Par contre, la petite taille de ce ver rend difficile, voire impossible, un certain nombre d'opérations délicates. D'autre part, je n'ai pas pu utiliser la méthode des greffes qui aurait pu apporter des résultats intéressants : le porte-greffe et le greffon s'enkystent séparément de telle sorte que leur soudure ne s'effectue pas.

L'étude de la régénération de *P. lobata* en milieu normal comme en milieu hypertonique m'a révélé l'existence d'un grand nombre d'anomalies dont certaines n'avaient jamais été décrites dans cette espèce, ni même chez les autres Planaires marines ou d'eau douce. J'ai entrepris de rechercher la nature des facteurs régissant chaque catégorie d'anomalie. J'ai concentré la majeure partie de mon travail sur l'examen quotidien de chaque individu en régénération, délaissant le plus souvent les méthodes statistiques qui ne définissent que l'aspect définitif d'un lot régénéré.

Ce travail m'a permis de saisir de façon précise la plupart des mécanismes de production des anomalies et de les mettre en relation avec les processus préliminaires de la régénération.

J'ai pu ainsi rattacher les processus anormaux à ceux de la régénération normale et j'ai été conduite à préciser le concept des systèmes morphogénétiques d'intégration qui intervient dans l'interprétation des mécanismes de la régénération.

Avant de commencer l'exposé de ce travail, je veux exprimer ma profonde reconnaissance à mon maître, M. le professeur ABELOOS. En me confiant, il y a huit ans, le poste de préparatrice dans son laboratoire, il m'a permis de répondre à une vocation précoce pour les Sciences Naturelles et la recherche scientifique. M. ABELOOS a suivi la progression de mon travail avec intérêt et dévouement, n'épargnant ni son temps ni sa peine pour discuter des résultats et m'apprendre à exprimer clairement mes idées. Au cours de multiples entretiens, j'ai pu bénéficier de sa haute compétence en matière de régéné-

ration, modifier des hypothèses trop hâtivement établies et retrouver souvent aussi un enthousiasme perdu après l'échec.

J'exprime aussi toute ma reconnaissance à M. le professeur GALLIEN, qui m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de ma thèse.

Je tiens également à remercier mes collaborateurs et amis J. Cresp, G. CASANOVA, Assistants au Laboratoire, et Y. THOUVENY, Aide-Technique, pour l'aide complaisante qu'ils m'ont apportée, principalement pour la capture du matériel qui est souvent longue et pénible.

Enfin j'adresse mes remerciements à M. le professeur CAULLERY, qui a bien voulu accepter le présent mémoire dans le *Bulletin Biologique*.

I. — Matériel.

1) **Choix de l'espèce.** — Dans les criques du Golfe de Marseille, la faune de Triclades est représentée par trois espèces : *Cercyra hastata* O. Schmidt, *Procerodes lobata* O. Schmidt (fig. 1) déjà signalées par DU PLESSIS, VOGT (1891)

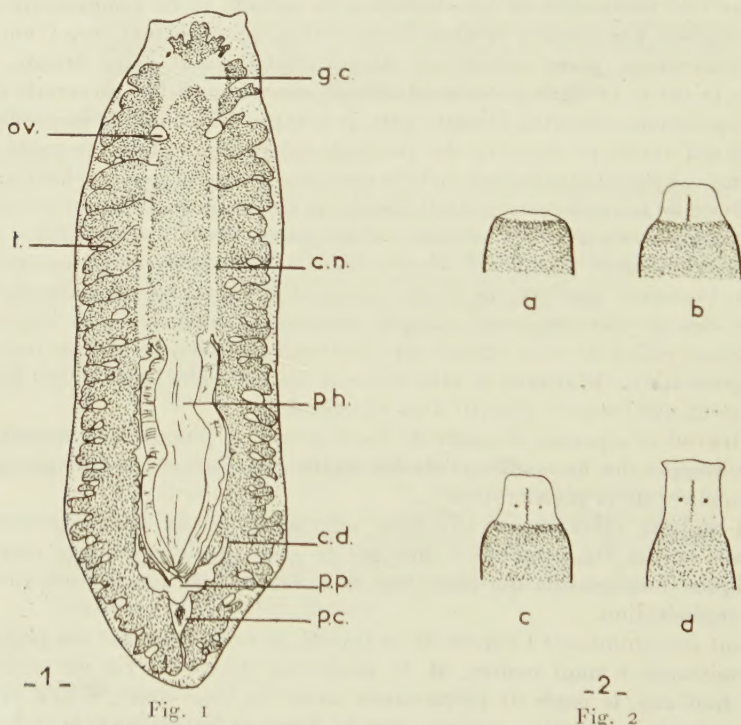


Fig. 1. — Aspect de *P. lobata* vivante, observée par transparence entre lame et lamelle. *cd* : canal défèrent ; *cn* : cordon nerveux ; *gc* : ganglions cérébroïdes ; *pc* : poche copulatrice ; *ph* : pharynx ; *pp* : poche du pénis ; *ov* : ovaire ; *t* : testicule.

Fig. 2. — Régénération d'une tête normale de *P. lobata*.
a : formation du blastème ; *b* : du cæcum ; *c* : des yeux ; *d* : des auricules.

puis WILHELMI (1909), et enfin par *P. dohrni* Wilhelmi que j'ai décrite en 1954 comme une espèce nouvelle pour la faune de France.

Ces trois espèces sont capables de fournir des anomalies variées en grandes proportions, mais j'ai été conduite à concentrer mes recherches sur *P. lobata*. J'ai préféré *P. lobata* à *P. dohrni* pour sa plus grande résistance aux variations de milieu et la plus faible mortalité des fragments mis en expérience. J'ai préféré *P. lobata* à *C. hastata* qui est également plus fragile et présente d'autres désavantages : sa pigmentation rend impossible l'examen par transparence de l'intestin et du système nerveux et, d'autre part, ses auricules ne sont pas nettement individualisées.

Les individus expérimentés ont été généralement capturés à proximité de la station marine d'Endoume, dans la calanque de Maldormé et parfois dans l'anse du Prophète peu éloignée de cette dernière.

2) **Caractères biologiques de l'espèce.** — *P. lobata* vit en dehors de l'eau, dans un sable grossier humide, à un mètre environ du bord. Les individus sont parfois groupés en masses considérables sous des galets à peine enfoncés dans le sable. On les rencontre plus souvent à une profondeur de 20 centimètres environ, où, par temps sec et calme, ils recherchent une salinité convenable et, par mer agitée, ils échappent à l'entraînement des vagues. Il n'est pas rare de trouver des individus isolés, enkystés sous des galets à peine humides.

A) *Tropismes.* — Cette localisation particulière de *P. lobata*, dans un biotope où la faune est pauvre en espèces, est principalement conditionnée par une recherche de l'aération maximum. Sa présence sous les galets résulte d'un phototropisme négatif commun à toutes les Planaires.

J'ai remarqué que le tropisme dominant chez *P. lobata* est la recherche de l'oxygène. Ces planaires disposées dans un cristalliseur ne se réfugient sous les cailloux disposés au fond du récipient que si l'éclairage est intense. Le plus souvent, elles se localisent à la surface ou s'enkystent sur les parois du cristalliseur au-dessus du niveau de l'eau. Elles se groupent aussi éventuellement sur des feuilles d'algues vertes (Ulves). Ce comportement n'est pas comparable à celui des Planaires d'eau douce chez lesquelles le phototropisme négatif domine toujours.

B) *Adaptation aux variations de salinité.* — La recherche de l'aération maximum entraîne l'animal dans un milieu où les conditions de vie sont très variables. Ainsi, la salinité, ordinairement élevée par temps calme, peut s'abaisser brusquement par des apports d'eau douce (pluie). J'ai pu vérifier au laboratoire l'euryhalinité de l'espèce. J'ai conservé des individus entiers en milieu hypotonique (jusqu'à 3 vol. d'eau distillée pour 1 d'eau de mer) et en milieu hypertonique (jusqu'à 20 grammes de sel marin par litre d'eau de mer).

La plupart des espèces du genre *Procerodes* montrent la même euryhalinité. Le mécanisme de cette euryhalinité a fait l'objet de divers travaux (PANTIN, 1931 ; FOWLER, 1935 ; ALLEE, 1928). Il revient à BEADLE (1934) d'avoir montré, chez *P. ulvæ*, que les cellules intestinales assurent la régulation de la pression osmotique du parenchyme. Au bout d'un certain temps de séjour

dans un milieu de pression osmotique normale, l'épiderme devient imperméable, le mésenchyme retrouve sa pression osmotique primitive, mais l'état anormal des cellules intestinales n'est pas modifié tant que la concentration du milieu n'est pas changée.

II. — Techniques.

Les animaux ont été capturés avant chaque série d'expériences et opérés dans un délai variant entre deux ou trois jours. Les opérations ont toujours été faites sans anesthésie. Pour cela, je place le ver sur plusieurs épaisseurs de papier filtre. L'eau entraînée est absorbée rapidement par le papier, ce qui immobilise le ver de façon suffisante pour permettre les sections les plus délicates. J'ai toujours pratiqué mes opérations avec la pointe d'un petit bistouri d'ophtalmologiste.

Chaque individu est porté immédiatement après l'opération dans un godet en verre pyrex contenant environ 20 cm³ d'eau de mer et fermé par une plaquette de verre. Dans la plupart de mes expériences, j'ai observé quotidiennement chaque individu en régénération. Toutes mes observations ont été faites à la loupe binoculaire, l'animal étant éclairé par transparence, ce qui permet d'apprécier les détails de l'organisation du régénérat et de la souche. Pour une étude plus détaillée de l'organisation interne et, plus particulièrement, pour l'étude topographique du système nerveux, j'ai observé les animaux par transparence entre lame et lamelle. Cette technique est assez délicate, la quantité d'eau doit être minime pour que le ver puisse s'étaler parfaitement et s'immobiliser. Elle doit être cependant suffisante pour éviter l'écrasement de l'animal. L'examen peut être poursuivi pendant quelques minutes. En enlevant la lamelle sous l'eau, on peut récupérer l'animal intact et recommencer les jours suivants des examens identiques.

La confection des coupes histologiques m'a apporté de précieux renseignements sur la topographie des organes et la nature de certains tissus.

J'ai toujours employé comme fixateur le Zenker-formol (durée de la fixation : 1 heure) qui est éliminé par double rinçage à l'eau puis à l'alcool iodé.

En agitant vigoureusement le liquide au moment de la fixation, j'ai toujours obtenu un relâchement convenable de tout l'animal.

Une première inclusion au collodion après déshydratation complète (chaque bain n'excédant pas dix minutes) est suivie de 3 bains de toluène (1 minute) et d'une deuxième inclusion à la paraffine (3 bains n'excédant pas 10 minutes chacun).

J'ai employé parfois la coloration hémalum-éosine pour des recherches exclusivement topographiques. Pour des recherches histologiques, j'ai employé la méthode de coloration trichromique de P. Masson.

1) Coloration des noyaux. Mordantage par l'alun de fer : 30 minutes à 50° ; coloration par l'hématoxyline : 30 minutes à 50° ; différenciation par l'alcool picriqué : 3 minutes.

- 2) Coloration du cytoplasme. Fuchsine acide : 3 minutes ; différenciation par ac. phosphomolybdique : 1 minute.
- 3) Coloration du collagène. Bleu d'aniline : 1 minute. Lavage à l'eau acétifiée. Passage rapide à l'alcool absolu et au xylol avant montage au baume.

III. — Les facultés régénératrices de *P. lobata*. Plan du mémoire.

La régénération d'une tête s'effectue dans un délai moyen de huit jours. La cicatrisation, qui est généralement achevée le lendemain de l'opération, est suivie, 1 jour plus tard, de l'apparition d'un blastème. Le cæcum médian, les yeux et les auricules apparaissent respectivement 2, 4 et 6 jours après la constitution du blastème. La région céphalique située en avant de la première paire de cæcum post-oculaire est régénérée par épimorphose, les autres par morphallaxie des tissus anciens (fig. 2).

La régénération d'une queue s'effectue à partir d'un blastème édifié dans les mêmes délais qu'un blastème de tête. Le pharynx apparaît 3 jours après la formation du blastème, à la limite des parties anciennes et des parties nouvelles. Dans un délai d'un jour environ, apparaissent deux cæcums parallèles dans le régénérat. La région post-buccale est régénérée par épimorphose, la région pharyngienne par morphallaxie de la souche. Toutefois, les queues qui prennent naissance sur des sections proches des yeux se différencient entièrement par épimorphose : le pharynx apparaît au milieu du régénérat et indépendamment des tissus anciens.

La régénération en direction postérieure s'effectue normalement à tous les niveaux sauf pour des sections très antérieures où se forment des têtes hétéromorphiques. La régénération antérieure aboutit, dans des fragments de la région postérieure du corps, à la formation de queues hétéromorphiques déjà décrites par STEIMAN (1908) et LUS (1926). À des niveaux plus antérieurs, la régénération antérieure s'effectue souvent de façon anormale.

J'ai observé et étudié une série d'anomalies : têtes asymétriques, têtes doubles, têtes tératomorphiques, queues hétéromorphiques, hémihétéromorphoses (régénération d'une tête et d'une queue à partir de la même section).

*
* *

Dans un premier chapitre, je décrirai les processus préliminaires de la régénération (comportement des fragments après la section, modalités de la cicatrisation) et les facteurs qui les modifient.

Chaque type d'anomalie fera l'objet d'un chapitre particulier où seront décrites en premier lieu toutes les variations dans la réalisation de l'anomalie considérée, puis les expériences qui m'ont conduite à une interprétation des mécanismes de leur détermination. La séquence des divers chapitres n'a pas été basée sur une classification quelconque des types d'anomalies, mais répond à la nécessité d'un enchaînement logique des conclusions établies dans chacun d'eux.

Dans les conclusions générales de l'ouvrage, je ferai la synthèse de mes résultats expérimentaux et je tenterai de regrouper les résultats de chaque chapitre dans le cadre des problèmes généraux de la régénération des Planaires.

CHAPITRE PREMIER

LES PROCESSUS PRÉLIMINAIRES DE LA RÉGÉNÉRATION

Le rétablissement de la continuité de l'épiderme, qui représente, chez les Planaires, le phénomène essentiel de la *cicatrisation*, constitue le prélude indispensable au déclenchement des phénomènes morphogénétiques aboutissant à la régénération. Ces processus de cicatrisation sont susceptibles de variations normales ou accidentelles qui retentissent, ainsi que je le montrerai, sur les caractères du régénérat. Aussi, avant d'aborder l'étude des anomalies de la régénération chez *P. lobata*, je décrirai les mécanismes de cicatrisation dans cette espèce et les différents aspects que peuvent revêtir les sections depuis le moment de l'opération jusqu'à l'apparition du blastème.

1. — Processus observés sur une section transversale.

1) *Contractions musculaires.*

Toute section pratiquée à n'importe quel niveau du corps de l'animal déclenche, dans chacun des deux tronçons, des contractions musculaires, alternativement longitudinales et transversales. Par la suite, ces mouvements s'atténuent et il se produit, soit un relâchement général du fragment, soit un resserrement de la région sectionnée qui peut subsister, dans certains cas, jusqu'à la différenciation totale du régénérat. Les sections qui demeurent contractées prennent la forme d'un V à concavité dirigée vers l'extérieur. Cette forme particulière résulte d'une plus grande abondance des fibres musculaires transversales et longitudinales dans les parties médianes du corps. D'autre part, la contraction musculaire est toujours plus importante sur la face ventrale du fragment, qui devient concave, que sur la face dorsale qui devient fortement convexe.

2) *Processus de fermeture des sections.*

A) *Fermeture normale.* — Les tissus internes lésés se désagrègent dans la région de la section de telle sorte que celle-ci revêt, immédiatement après l'opération, un aspect irrégulier dû aux lambeaux de tissus qui font saillie entre les lèvres de la plaie. Au bout de 24 heures en général, la surface de section devient lisse. La plaie est alors fermée.

Pour BARDEEN (1902) puis STEVENS (1907), la fermeture de la plaie résul-

terait de l'activité des cellules épidermiques avoisinant la section, qui s'organiseraient pour former un mince épiderme cicatriciel évoluant par la suite en un épiderme normal. Pour STEINMAN (1926) et VERHOEF (1946), au contraire, la membrane qui se forme d'abord sur la plaie est anhiste. F. DUBOIS (1949) a montré que cette membrane dépourvue de noyaux et de rhabdites est colonisée ensuite par des néoblastes.

J'ai repris l'étude histologique de la fermeture des plaies sur des pièces fixées à des stades variés du processus. Dans un premier stade (fig. 3), il se forme au contact du mésenchyme avec le milieu extérieur une membrane dans laquelle je n'ai relevé aucune structure cellulaire. La membrane ne se forme pas sur les cellules intestinales lésées et se trouve exactement raccordée à la basale de l'épiderme ancien. Je n'ai pas pu étudier la nature chimique de cette membrane, mais je pense que sa formation peut être considérée comme une réaction du mésenchyme vis-à-vis du milieu extérieur.



Fig. 3 et 4.

Fig. 3. — Formation de la membrane cicatricielle anhiste (mc.).

Fig. 4. — Reconstitution de l'épiderme. ci : cellules intestinales ; ep. a : épiderme ancien ; ep. n : épiderme néoformé ; n : néoblastes.

Sur cette membrane que j'appellerai *membrane cicatricielle* s'édifie par la suite un épithélium (fig. 4) formé de cellules épidermiques typiques mais de petite taille. A ce stade, il y a une différence nettement tranchée entre l'épiderme cicatriciel et celui de la souche. Entre ces deux tissus, il n'existe aucune zone de transition. L'épiderme ancien ne présente aucune mitose ni aucune trace de dédifférenciation au niveau de la section, ce qui témoigne de son inertie dans les phénomènes de cicatrisation. Le matériel cellulaire qui édifie l'épiderme néoformé ne peut provenir que du mésenchyme ; il est donc vraisemblablement d'origine néoblastique, conformément à l'opinion de F. DUBOIS, qui a décrit la migration de cellules mésenchymateuses vers la membrane cicatricielle.

Les processus préliminaires de la régénération chez les Planaires (formation de la membrane puis de l'épiderme cicatriciel) sont donc des phénomènes purement mésodermiques. Ils ne peuvent pas être assimilés aux phénomènes de cicatrisation décrits chez les autres Métazoaires, où l'activité propre de l'épiderme lésé joue un rôle primordial. La formation de la membrane cicatricielle correspond au changement d'aspect de la section que j'ai

décrit plus haut. A ce stade, l'épiderme n'est pas reconstitué : il y a simplement fermeture provisoire de la plaie. Chez l'animal vivant, la reconstitution de l'épiderme, qui suit obligatoirement, ne peut pas être décelée avec certitude. Aussi, dans les descriptions des processus préliminaires de la régénération chez l'animal vivant, j'emploierai indifféremment les deux termes de fermeture et de cicatrisation pour désigner l'état de la section lisse au stade qui précède immédiatement l'apparition du blastème.

B) *Anomalies dans la fermeture.* — Il arrive assez souvent dans les processus de fermeture que, sur toute la surface ou sur une portion médiane ou latérale de la section, la membrane cicatricielle ne se forme pas dans les délais normaux. Dans certains cas, le retard de cicatrisation se traduit par un aspect irrégulier de la portion de section non cicatrisée. Si la cicatrisation est encore plus retardée, les tissus voisins se nécrosent : l'animal se désagrège progressivement et finit par mourir si aucune cicatrisation tardive n'intervient.

Ce retard de la cicatrisation peut résulter de deux causes différentes. Les contractions musculaires consécutives au traumatisme peuvent détruire la membrane ou l'épiderme cicatriciel au moment de sa formation ; ce point de vue va se trouver justifié dans la deuxième partie de ce chapitre.

Dans d'autres cas, lorsqu'il n'y a pas de contraction, le retard de la cicatrisation se produit dans les régions où la section intéresse des cellules intestinales, incapables de former par elles-mêmes la membrane cicatricielle. Celle qui est sécrétée par le mésenchyme finira plus ou moins tardivement par recouvrir les cellules intestinales. Si la section intéresse seulement le tronc intestinal antérieur médian, le retard concernera la portion médiane de la section. Si elle passe par un cæcum latéral, le retard intéresse en plus la moitié droite ou gauche de la section. Exceptionnellement, si la section intéresse les cæcums des deux côtés, le retard se produira sur toute la surface de la section.

Chez de nombreux individus, il apparaît au milieu de la section (fig. 5 A), ou sur une moitié seulement de la section, des formations ayant de prime abord l'aspect de nécroses. Lorsque l'animal procède à l'élimination des déchets contenus dans ses cæcums, l'eau refoulée par une contraction générale du corps ressort non seulement par le pharynx, mais aussi par une ouverture située dans la région de la section qui semble nécrosée. J'ai pratiqué des coupes histologiques dans des fragments présentant cette anomalie. Les formations qui ont l'aspect de nécroses représentent en fait des cellules intestinales intactes (fig. 5 B), qui sont rejetées à l'extérieur par suite de la contraction de la plaie. Ni la membrane cicatricielle, ni l'épiderme, ne peuvent se former sur ces cellules intestinales.

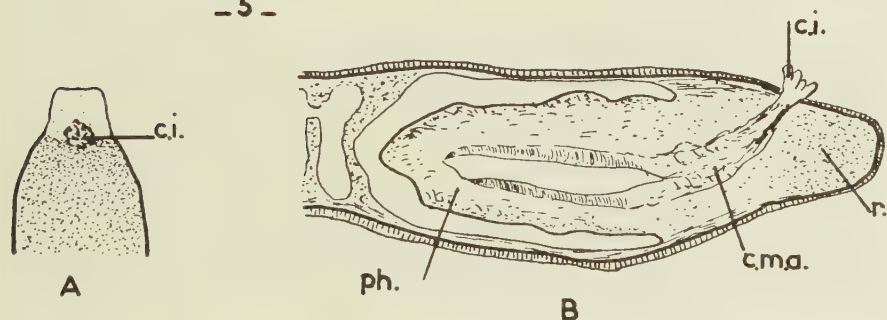
3) *Rapports entre la cicatrisation et la formation du blastème.*

Lorsque la cicatrisation se produit normalement, le blastème se forme dans le délai d'un jour environ. Il apparaît sous forme d'un liséré transparent le long de la section. Le blastème ne peut se former que sur les portions de section cicatrisées. Son apparition n'exige cependant pas que tous les points de la section aient subi le processus de cicatrisation. J'ai observé à maintes

reprises des blastèmes occupant la moitié d'une section seule cicatrisée. J'ai également observé la formation de deux blastèmes distincts séparés l'un de l'autre par une nécrose peu étendue. On verra que la persistance des nécroses



- 5 -



- 6 -

Fig. 5 et 6. — Anomalies résultant du rejet des cellules intestinales après contraction du fragment. *ci* : cellules intestinales ; *cma* : cæcum médian antérieur ; *ph* : pharynx ; *r* : régénérat.

n'empêche pas non plus l'évolution en régénérats différenciés de ces blastèmes partiels.

Bref, les divers points d'une section sont indépendants les uns des autres dans les phénomènes de fermeture de la plaie et dans la formation du blastème.

Dans certains cas, il est à remarquer que le défaut de cicatrisation en un point de la section n'empêche pas la formation d'un régénérat unique et complet. Un cas intéressant m'a été fourni par un individu qui présentait encore au moment où le régénérat allait différencier son cæcum médian un amas de cellules intestinales situées dorsalement au niveau de la section de départ (fig. 6 A). Des coupes histologiques pratiquées dans cet animal ont montré que l'intestin était dévié et ouvert sur la face dorsale, tandis que le régénérat s'était développé sur la face ventrale (fig. 6 B).

En résumé, l'épiderme ancien ne joue aucun rôle dans la cicatrisation. La fermeture provisoire par une membrane anhiste et la formation de l'épiderme cicatriciel résultent de l'activité propre du mésenchyme. La cicatrisation est impossible ou retardée dans les régions qui intéressent l'intestin. Enfin, les contractions musculaires consécutives à la section retardent la formation de l'épiderme cicatriciel. L'édification du blastème ne peut s'effectuer que dans les régions de la section qui ont cicatrisé normalement.

II. — Variations des processus de fermeture des sections transversales en fonction du niveau.

1) *Variations de l'intensité de la contraction.* — L'épaisseur de la couche musculaire n'est pas la même dans toutes les régions du corps. Pratiquement insignifiante dans la région céphalique, elle s'accroît jusque dans la région du pharynx et décroît ensuite dans la région postbuccale. En conséquence, la contraction des plaies, qui est fonction de l'épaisseur de la couche musculaire, varie suivant les niveaux intéressés par les sections. Pour mettre ce phénomène en évidence, je décrirai l'aspect de fragments A, B, C, D (fig. 7) immédiatement après l'opération.

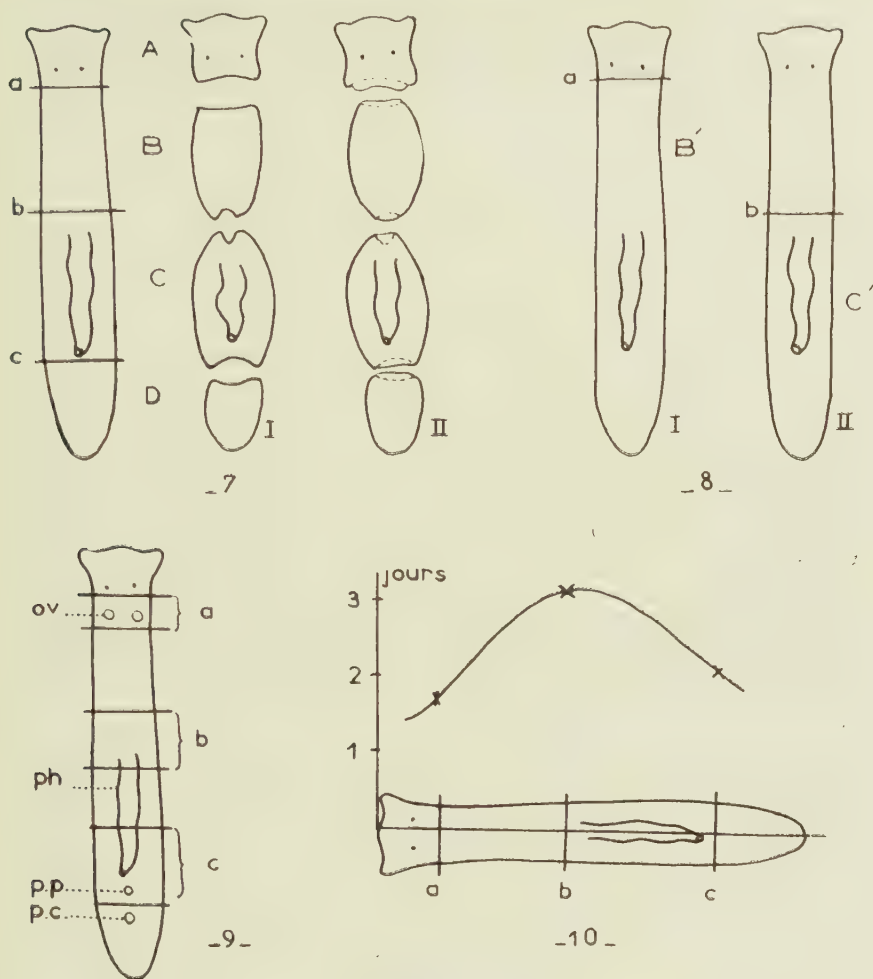
Dans les morceaux A, qui représentent la région céphalique, l'unique section postérieure ne se contracte généralement pas, sauf dans quelques cas où elle a été effectuée à une certaine distance en arrière des yeux.

Dans les morceaux B (région prépharyngienne), la section antérieure ne se contracte pas et possède à peu près la même largeur que le corps. Par contre, la section postérieure se contracte très fortement.

Dans les morceaux C (région pharyngienne), on observe le plus généralement une contraction très accentuée sur la section antérieure et une contraction très faible sur la section postérieure.

Dans les morceaux D (région postpharyngienne), la contraction est généralement peu accentuée, mais les sections ne sont que rarement de la même largeur que le corps comme dans les morceaux A.

Ainsi, les sections qui intéressent les régions moyennes du corps se contractent beaucoup plus fortement que celles qui intéressent les extrémités. Ce sont les sections antérieures qui se contractent le moins. Il est important, en outre, de remarquer que la forme du blastème varie en fonction de la forme affectée par la section (fig. 7, II). Sur des sections non contractées, le blastème apparaît sous la forme d'un liséré translucide qui la borde sur toute son étendue. Par contre, sur une section contractée, le blastème est petit, étroit, généralement étiré en direction antéro-postérieure et remplit la concavité formée par la section.



2) **Variations de la vitesse de fermeture en fonction du niveau.** — La vitesse de fermeture est plus lente pour des sections transversales intéressant le niveau de la base du pharynx que pour celles qui sont pratiquées immédiatement en arrière des yeux.

Exp. I. — Le 14-2-1952, j'ai sectionné 48 Planaires en arrière des yeux (sections *a*, fig. 8, I) et 48 au niveau de la base du pharynx (section *b*, fig. 8, II). J'ai noté quotidiennement le nombre d'individus cicatrisés. Le tableau suivant donne les délais de fermeture dans les morceaux B' et C'.

Dates	Nombre de morceaux B' cic.	Nombre de morceaux C' cic.
15-2	31	4
16-2	+ 16	+ 10
17-2	+ 1	+ 14
18-2	+ 0	+ 10
au delà	+ 0	+ 6
Morts	0	4
Délai moyen de cicatrisation (en jours)	1,4	3

Le délai de cicatrisation des morceaux C' peut, chez certains individus, s'élever à quinze jours ; en moyenne, il dépasse d'un jour et demi celui des fragments B'.

J'ai d'abord pensé que ce retard de la fermeture pouvait être dû exclusivement aux mouvements de la trompe dans le voisinage immédiat de la section. Pour contrôler l'importance de ce facteur, j'ai été amenée à comparer les temps de cicatrisation sur des sections intéressant la base du pharynx et limitant les fragments soit antérieurement, soit postérieurement.

Exp. II. — Le 14-2-1952, j'ai isolé des morceaux B (fig. 7) de la région prépharyngienne et des morceaux C (région pharyngienne). Les morceaux B devaient me fournir à nouveau les temps de cicatrisation sur les sections *a* et *b*, les morceaux C devaient me servir de témoins en donnant la vitesse de fermeture de la section *b* dans un fragment de même longueur que le fragment B.

Les temps de cicatrisation au niveau *b* sont à peu près identiques dans les morceaux B et dans les morceaux C, comme le prouve le tableau suivant :

Date de la fermeture	Morceaux B		Morceaux C	
	Section <i>a</i>	Section <i>b</i>	Section <i>b</i>	Section <i>c</i>
15-2	18	1	1	7
16-2	+ 17	+ 10	+ 11	+ 21
17-2	+ 3	+ 24	+ 16	+ 12
18-2	+ 2	+ 4	+ 4	+ 3
au delà	+ 2	+ 3	+ 11	+ 0
Morts	5		4	
Moyenne en jours	2,2	3	3,3	2,2

Dans les morceaux B, la section antérieure *a* s'est fermée avant la section postérieure *b*, tandis que la section antérieure *b* de C s'est fermée après la section postérieure *c*. Le tableau suivant indique dans quelles proportions le phénomène a été observé.

	Frag. B	Frag. C
Sect. ant. cic. avant post.	32	1
Sect. post. cic. avant ant.	2	33
Sect. cic. simultanément.	8	9

Cette expérience montre que la vitesse de cicatrisation est seulement fonction du niveau de la section, que celle-ci limite le fragment antérieurement ou postérieurement. La cicatrisation de la section *b* des fragments C ne semble pas influencée de manière sensible par la présence du pharynx. Enfin, l'expérience montre que la vitesse de cicatrisation est plus rapide pour les sections postérieures à la bouche que pour celles qui intéressent la région de la base du pharynx.

Exp. III. — J'ai enfin cherché à comparer les temps de fermeture dans les quatre fragments A, B, C, D (fig. 7). 50 Planaires ont été sectionnées dans ce but le 18-3-1952. Les résultats sont indiqués dans le tableau suivant :

Date de la fermeture	Nombre d'individus cicatrisés					
	A	B		C		D
		S. ant.	S. post.	S. ant.	S. post.	
19-3	13	17	0	1	12	15
20-3	+ 21	+ 8	+ 3	+ 7	+ 13	+ 12
21-3	+ 7	+ 3	+ 11	+ 8	+ 8	+ 9
22-3	+ 2	+ 4	+ 8	+ 5	+ 1	+ 1
au delà	+ 0	+ 0	+ 1	+ 4	+ 0	+ 0
Morts avant cic.	7	28		26		13
Morts après cic.	8	4		4		8
Moyenne en jours	2,6	1,8	3,2	3,1	2,2	2

Cette expérience montre, comme la précédente, que la vitesse de cicatrisation est fonction du niveau de la section et présente un minimum dans la région de la base du pharynx.

Ce minimum correspond à un niveau morphologique défini, mais il existe

une variation continue du délai de fermeture de part et d'autre de ce niveau comme le montre l'expérience précédente. En effet, il n'est pas possible de sectionner les Planaires à un niveau très précis en raison de l'absence de points de repère sur l'animal éclairé latéralement. Le lendemain de l'opération, j'ai noté le niveau exact des sections en examinant chaque fragment éclairé par transparence. Chaque section *a*, *b*, et *c* se situait entre des limites extrêmes représentées figure 9. Dans tous les cas, j'ai obtenu une cicatrisation plus tardive pour les sections *b* que pour les autres, exception faite de 6 morceaux C dont la section *b* était assez antérieure et chez lesquels les deux sections ont cicatrisé simultanément. J'ai conclu de cette expérience que le délai de fermeture subit une variation continue en gradient, présentant un maximum dans la région de la base du pharynx (fig. 10).

De toute évidence, le gradient de vitesse de cicatrisation doit être régi par le facteur qui retarde la fermeture des plaies, c'est-à-dire la contraction musculaire. Ce point de vue est confirmé par le fait que la vitesse de cicatrisation varie parallèlement à la contraction musculaire et parallèlement à la répartition des muscles dans le corps de la Planaire.

Une dernière confirmation est apportée par l'examen de sections sagittales. Ces sections intéressent uniquement l'intestin dans la région prépharyngienne, la trompe dans la région médiane et l'appareil génital avec le parenchyme dans la partie postérieure. La cicatrisation sur ces sections se fait d'abord dans la partie antérieure de la région prépharyngienne, ainsi que dans la région post-pharyngienne. La région qui cicatrise en dernier lieu est toujours la partie postérieure de la région prépharyngienne, devant la base du pharynx. Dans la région prépharyngienne, la vitesse de cicatrisation aux différents niveaux n'est pas déterminée par l'intestin partout présent mais par la répartition des muscles.

En résumé, aux variations d'épaisseur de la couche musculaire correspondent des variations continues de la vitesse de fermeture qui présente un minimum dans la région du pharynx.

3) *Influence du gradient de vitesse de fermeture sur la mortalité des fragments.* — Dans l'expérience I, nous avons vu que la mortalité des morceaux B' était nulle tandis qu'elle atteignait plus de 80/0 dans les morceaux C'.

Dans l'expérience III, j'ai relevé le nombre de décès en notant si chacun s'était produit après ou avant la cicatrisation de l'une des deux sections. La majorité des décès se trouve dans les morceaux B et C avant la cicatrisation complète du fragment. Les morceaux A et B, bien que plus petits que les précédents, sont plus résistants. La mort intervient généralement dans ces fragments après la cicatrisation de l'unique section.

Lus avait déjà remarqué la forte mortalité des morceaux prélevés dans la région moyenne du corps. Il attribuait ce phénomène au manque de parenchyme dans les morceaux de la région pharyngienne. Je puis affirmer que le grand pourcentage de décès dans les fragments limités par une section *b* est dû uniquement à la lenteur de la cicatrisation à ces niveaux et non à la carence en parenchyme.

4) *Influence du gradient de vitesse de fermeture sur la vitesse de régénération.* — Dès que la plaie est cicatrisée, il se forme un blastème qui évoluera par la suite. Dans les morceaux B (fig. 7), le régénérat de tête est souvent bien développé avant que la cicatrisation soit réalisée sur la section postérieure. Par la suite, le régénérat de queue évolue plus rapidement. Dans les morceaux C, au contraire, le régénérat de queue existe avant que la section antérieure soit fermée. Il s'ensuit donc un décalage très accentué dans les premiers stades de l'évolution des régénérats antérieur et postérieur.

Ce phénomène a été observé chez les Planaires d'eau douce par un certain nombre d'auteurs (dont CHILD, 1941), sauf toutefois chez des morceaux trop courts. CHILD considère cette différence entre les régénérats de tête et de queue comme liée à l'existence d'un gradient métabolique axial. Elle est plutôt, à mon avis, en majeure partie au moins, la conséquence du gradient de vitesse de fermeture.

III. — Variations des processus préliminaires de la régénération en fonction du milieu.

Les phénomènes de cicatrisation, quoique de nature purement mésodermique, sont profondément influencés par l'action de deux tissus : le tissu musculaire et l'intestin. On peut donc prévoir que tout facteur agissant directement ou indirectement sur le fonctionnement de l'un ou l'autre de ces tissus est susceptible de modifier les mécanismes de fermeture de façon plus ou moins nette.

Le changement de pression osmotique agit plus spécialement sur les cellules intestinales. En milieu hypertonique, la cicatrisation devient plus difficile pour les régions de la section qui intéressent un cæcum intestinal.

Certains agents chimiques sont capables d'agir sur l'appareil musculaire. La strychnine (1 milligramme/litre d'eau de mer) dont l'action physiologique est mal connue chez les Invertébrés détermine des modifications dans le comportement de l'animal intact. Celui-ci s'allonge considérablement dans le sens antéro-postérieur, ce qui entraîne une diminution de sa largeur. La reptation devient impossible et l'animal, roulé en spirale, progresse un peu à la façon d'une vrille. Ces individus, sectionnés en arrière des yeux, s'élargissent considérablement au niveau de la section (fig. 11, I). Dans la région de la base du pharynx, les sections ne prennent que très rarement la forme de V caractéristique des fragments contractés.

Le cyanure de potassium, à la même concentration, provoque, au contraire une contraction générale de l'animal intact. Cette contraction s'accroît après une section, même lorsque celle-ci n'est pas éloignée des yeux (fig. 11, II). Je pense que le cyanure agit directement sur l'appareil musculaire en bloquant la respiration de ce tissu.

Il est probable que beaucoup d'autres corps sont susceptibles d'agir sur la cicatrisation. Je me suis bornée à étudier l'action des corps qui peuvent influencer notablement la régénération. Les processus de fermeture de la plaie, depuis l'époque de la section jusqu'au rétablissement de la continuité

de l'épiderme, représentent une étape décisive dans la succession des phénomènes régénérateurs. En effet, les différents points d'une même section se comportent indépendamment les uns des autres dans ces processus et la formation du blastème s'effectue seulement dans les régions cicatrisées; il en résulte une grande variété dans la formation des blastèmes et dans leurs relations avec les parties anciennes, qui constituent, comme on va le voir, une série d'anomalies variées.



Fig. 11. — Action de la strychnine (I) et du cyanure (II) sur un animal décapité par une section *a*.

IV. — Résumé.

1° La fermeture des plaies chez *P. lobata* résulte de l'activité du mésoderme (dépôt d'une membrane anhiste ultérieurement colonisée par des néoblastes) sans intervention de l'épiderme ancien.

2° La présence de cellules intestinales et de cellules musculaires, en s'opposant à la formation de la pellicule, retarde la fermeture. Il en résulte:

a) que les processus de fermeture ne sont pas réalisés simultanément en tous les points d'une section;

b) que les corps ayant une influence sur l'activité des cellules intestinales (pression osmotique) ou les cellules musculaires (KCN, strychnine) peuvent modifier les processus de cicatrisation;

c) qu'aux variations d'épaisseur de la couche musculaire selon l'axe antéro-postérieur du corps correspondent des variations continues de la vitesse de fermeture, qui atteint son minimum dans la région du pharynx.

3° La formation du blastème est possible dans les régions cicatrisées même s'il subsiste sur la même section des régions encore ouvertes. Ainsi, tous les points d'une section se comportent indépendamment les uns des autres dans les processus de fermeture et de formation du blastème.

CHAPITRE II

LA RÉGÉNÉRATION ASYMÉTRIQUE

Les régénérats qui se forment à partir de sections transversales présentent souvent au cours de leur développement une asymétrie plus ou moins prononcée, en relation avec un retard de la cicatrisation qui affecte une des moitiés de la section. L'emploi du milieu hypertonique, qui accentue et prolonge l'état asymétrique des régénérats, a permis d'étudier les processus morphogénétiques en jeu dans la formation de ces anomalies. L'interprétation de la régénération asymétrique implique un examen des processus généraux de détermination de tout régénérat prenant naissance sur une portion de section transversale ou longitudinale.

I. — Régénérats asymétriques se formant à partir d'une section transversale complète.

En milieu normal, une tête se formant sur une section transversale différencie fréquemment l'un de ses deux yeux un jour ou deux après l'autre. L'auricule située du même côté apparaît aussi plus tardivement. Dans quelques cas, ce retard est accompagné par une asymétrie dans la forme de la tête. L'anomalie est transitoire et disparaît peu de temps après la différenciation des yeux. Ce phénomène résulte d'un simple retard de cicatrisation de la section. J'ai vérifié expérimentalement cette hypothèse en pratiquant deux demi-sections à quelques jours d'intervalle.

Pour cela, j'ai d'abord enlevé la moitié droite de la tête à l'aide de deux sections perpendiculaires *ab* (fig. 12, A). Deux jours après, un blastème bordait les deux surfaces de section. J'ai alors enlevé la deuxième moitié de la tête par une section *b'* (fig. 12, B). J'ai ainsi obtenu l'apparition tardive de l'œil et de l'auricule gauches, accompagnée le plus généralement de la réduction de la partie gauche de la tête (fig. 12, C).

Procerodes lobata supportant facilement de grandes variations de salinité, j'ai entrepris d'observer les phénomènes de régénération dans des milieux de concentrations différentes, comme l'avait fait LLOYD (1914) pour la régénération postérieure de *P. ulvæ*. C'est ainsi que j'ai décelé l'influence particulière du milieu hypertonique dans la production des asymétries.

L'augmentation de la salinité de l'eau de mer a été le plus généralement obtenue en ajoutant du ClNa pur. Bien que ce corps modifie l'équilibre des ions, il donne les mêmes résultats que le mélange salin obtenu par évaporation d'eau de mer et employé dans les mêmes proportions.

J'ai choisi comme milieu expérimental la plus forte concentration dans laquelle j'ai pu conserver indéfiniment en vie les individus intacts, soit 15 g de ClNa par litre d'eau de mer. Dans la majorité des expériences, les individus ont été portés

immédiatement après la section dans ce milieu et sans accoutumance préalable, à la température de 22° à 25°.

Les types de sectionnement ont été variés. J'ai principalement observé la régénération antérieure à partir de sections pratiquées immédiatement en arrière des yeux ou à la base du pharynx. J'ai aussi étudié le comportement d'individus sectionnés en 4 fragments A, B, C, D (fig. 7).

1. **Caractères des têtes asymétriques.** — Par leur caractère asymétrique particulier, la grande majorité des têtes qui régénèrent en milieu

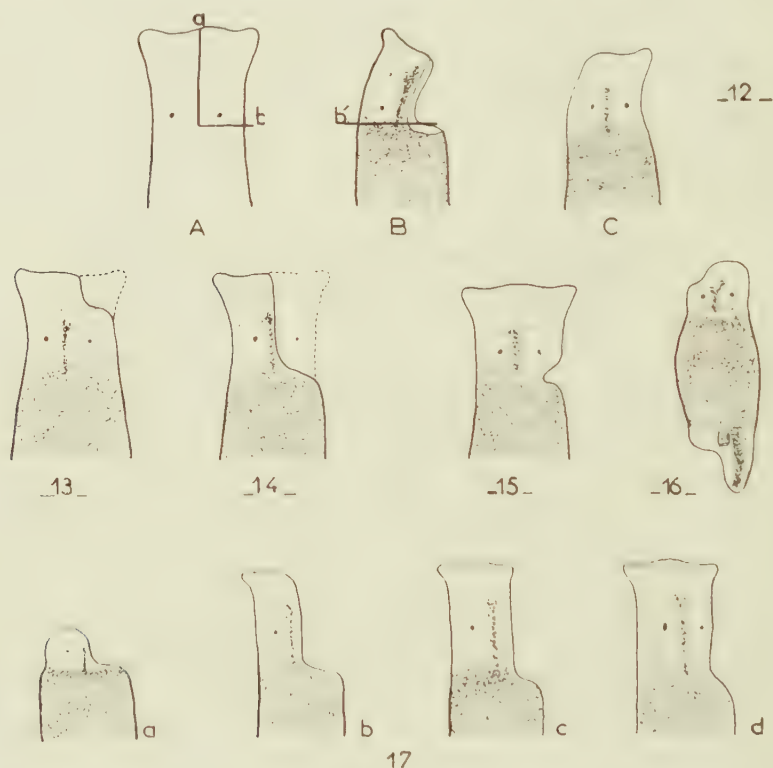


Fig. 12-17. — Régénérats asymétriques.

hypertonique ne rappelle en rien les têtes tératologiques décrites jusqu'ici aussi bien chez les Planaires marines que chez les Planaires d'eau douce.

Dans un premier type d'asymétriques (fig. 13), une moitié de la tête ne se différencie pas complètement dans le sens antéro-postérieur. Elle n'acquiert jamais d'auricule. Son œil apparaît généralement un jour après l'œil du côté normalement développé et toujours au même niveau que celui-ci. J'ai convenu d'appeler ces têtes *asymétriques à deux yeux*.

Dans un deuxième type, une moitié du régénérat se réduit à une masse en apparence indifférenciée bordant la section transversale de base. Dans

d'autres cas, cette moitié semble faire totalement défaut. J'ai appelé ces têtes *asymétriques à un œil* (fig. 14).

La moitié de la tête la plus avancée peut être située soit à gauche soit à droite. Je conviens donc d'appeler *asymétriques droites* celles dont le côté droit est le plus développé, *asymétriques gauches*, celles où il est le plus restreint. Le cæcum intestinal antérieur qui matérialise le plan de symétrie de la tête est toujours présent dans la partie du régénérat la plus avancée, tout contre son bord latéral interne.

Le bord antérieur de la moitié de tête incomplètement développée peut se situer à n'importe quel niveau, conditionnant ainsi une série d'anomalies dont les types les moins dégradés se rattachent aux asymétriques à deux yeux, les plus dégradés aux asymétriques à un œil.

Lorsque la section de départ est éloignée du niveau des yeux, il se produit une morphallaxie comparable à celle qu'on observe dans la régénération des têtes normales à ces niveaux. Chez les asymétriques à deux yeux, la morphallaxie intéresse toute la largeur du corps. Chez les asymétriques à un œil, il se produit un étirement des parties anciennes qui intéresse seulement la moitié du corps où est apparue la demi-tête (fig. 17 a, b). La demi-section qui n'a produit aucun régénérat semble ainsi s'éloigner progressivement de l'extrémité antérieure du corps.

2) **Caractères des queues asymétriques.** — Des anomalies de même type ont été observées dans la régénération de la queue. Dans certains cas, l'asymétrie est peu apparente. Pendant la reptation, l'étirement de l'animal confère à l'extrémité postérieure un aspect bilobé : c'est la seule anomalie qu'ait signalée LLYOD.

Dans d'autres cas, la queue est réduite à l'une de ses moitiés dans sa partie distale. Les queues peuvent être indifféremment asymétriques droites ou gauches. Sur des fragments limités par deux sections, la tête et la queue peuvent être asymétriques, toutes deux droites (fig. 16) ou gauches, ou bien l'une droite et l'autre gauche. Dans d'autres cas, un des deux régénérats seulement peut être frappé d'asymétrie. L'organisation morphologique de la région caudale rend l'étude des queues asymétriques difficile, contrairement à celle de la tête où la présence des auricules, des yeux et des ganglions cérébroïdes fournit des points de repère précis et où l'axe de symétrie est matérialisé par le cæcum intestinal médian. L'étude qui va suivre portera donc exclusivement sur la régénération asymétrique de la tête.

3) **Retour à une organisation normale.** — Le caractère asymétrique des régénérats formés en milieu hypertonique n'est pas définitif. Chez quelques rares individus, ces régénérats évoluent très lentement en têtes symétriques. Cette régulation est plus rapide après retour à des conditions normales (5 à 14 jours suivant les individus). Dans les régénérats de tête subissant cette régulation, c'est la bande de tissus comprise entre le bord longitudinal interne de la portion asymétrique et le cæcum digestif qui s'accroît en direction transversale et acquiert une auricule. S'il s'agit d'une asymétrie à un œil (fig. 17), il apparaît en outre un deuxième œil situé au même niveau

que le premier. La régulation des queues s'effectue de façon identique par croissance en direction transversale de la portion asymétrique.

Dans les deux cas, les parties nouvelles qui apparaissent se raccordent au fur et à mesure de leur formation avec le régénérat incomplet. Cependant, dans deux cas isolés de têtes asymétriques, j'ai observé la régénération des parties manquantes sans qu'il y ait mise en rapport avec la portion de régénérat située sur la demi-section retardée (fig. 15). Ce fait confirme bien que le retour à l'organisation normale n'est pas dû à une reprise de croissance du régénérat incomplet, mais à la croissance propre de la portion de tête normalement développée.

On peut déduire de ces observations que le développement des régénérats asymétriques et leur régulation impliquent deux processus de régénération progressant selon deux directions perpendiculaires entre elles et se produisant successivement : régénération antéro-postérieure, puis régénération en direction médio-latérale. Cette dernière, qui s'effectue rapidement en milieu normal, est inhibée électivement par l'action du milieu hypertonique.

4. *Rôle de la cicatrisation dans la production des anomalies.* —

Au cours de plusieurs expériences successives effectuées dans des conditions identiques, j'ai observé, pour chaque individu, les caractères de la fermeture de la plaie et de la formation du blastème pour les mettre en relation avec les caractères des régénérats qui se différencient ultérieurement.

Chez la plupart des individus, le milieu hypertonique produit d'abord d'abondantes nécroses sur l'ensemble de la section. La cicatrisation, aussitôt suivie de l'apparition d'un blastème, s'effectue généralement sur une moitié de la section, tandis que l'autre moitié demeure nécrosée encore 3 jours environ, parfois même plus longtemps. Cette absence de cicatrisation n'empêche pas le développement et la différenciation d'un demi-régénérat sur l'autre moitié de la section.

Les phénomènes d'asymétrie qui peuvent se produire dans les processus de cicatrisation sont donc *amplifiés* par le milieu hypertonique et sont bien à l'origine de l'asymétrie des régénérats en provoquant un retard dans la formation d'une moitié de tête qui ne peut récupérer par la suite une organisation complète.

5. *Etude expérimentale de l'inhibition de la région retardée : renversement de l'asymétrie.* — Si le milieu hypertonique est responsable du retard de la cicatrisation sur une moitié de la section et du blocage de la régulation en direction transversale, il n'intervient pas dans l'arrêt de la croissance en direction antéro-postérieure du demi-régénérat retardé. En effet, la croissance de ce demi-régénérat est définitivement stoppée et ne peut reprendre après retour à des conditions normales.

L'absence des parties distales du régénérat retardé ne peut être imputée à une carence en néoblastes qui seraient partiellement détruits lors de leur arrivée le long de la portion de section non cicatrisée. En effet, dans cette hypothèse, le régénérat retardé pourrait être complètement différencié, mais demeurerait de taille restreinte, tandis que la croissance régulatrice du demi-

régénérat avancé ne serait plus possible, même après retour en milieu normal. Le caractère incomplet du régénérat ne peut être imputé qu'à une *inhibition* portant sur la détermination de ses parties distales.

J'ai pensé que l'avance dont bénéficie la demi-tête normalement différenciée pourrait lui conférer un pouvoir inhibiteur sur le régénérat retardé, inhibition que l'on pourrait comparer aux actions de dominance de la tête dans le concept des gradients métaboliques de CHILD.

Cette hypothèse est confirmée par le phénomène de renversement de l'asymétrie qui suit la suppression de la portion asymétrique de la demi-tête avancée.

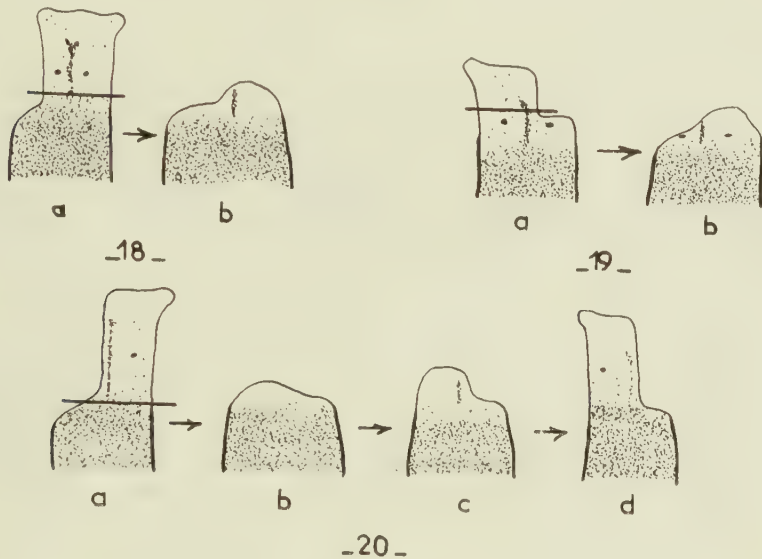


Fig. 18-20. — Expérience de renversement de l'asymétrie.

A. — Dans une première expérience, j'ai replacé en milieu normal tous les vers dont j'avais excisé la partie asymétrique. Chez tous les individus, j'ai observé la régénération de têtes à développement asymétrique et reprenant rapidement une organisation normale. Pensant que les phénomènes de régulation rentraient en jeu du fait que la régénération avait lieu en milieu normal, j'ai repris cette expérience en laissant les animaux en milieu hypertonique après la deuxième section.

B. — J'ai sectionné en tout 22 Planaires provenant de deux séries d'expériences de même type et ayant régénéré une tête asymétrique après une section transversale postérieure aux yeux. Les anomalies étaient réparties de la façon suivante :

2 asymétriques à deux yeux,

17 asymétriques à un œil,

3 asymétriques à un œil ayant acquis un deuxième œil après un début de régulation latérale.

Après section, 3 individus sont morts sans avoir régénéré. Chez 4 asymétriques à un œil, la section a été faite bien en avant du niveau antérieur du régénérat (fig. 18). Dans ce cas, la partie excisée a été normalement régénérée, le sens de l'asymétrie conservé.

Chez les autres individus, la section passait exactement par le niveau antérieur du régénérat retardé.

Chez les asymétriques à deux yeux (fig. 19), j'ai observé la reprise de la croissance du régénérat inhibé et j'ai obtenu à nouveau une asymétrie à deux yeux, mais dont le côté primitivement retardé était avancé.

Dans le cas des asymétriques à un œil (fig. 20) — et même chez celles qui avaient subi un début de régulation — sur la demi-section qui en apparence n'avait rien donné jusque-là, s'est formé un régénérat (*b*) qui a généralement continué à évoluer en demi-tête (*c, d*). Le sens de l'asymétrie a été également inversé dans ce cas. Chez deux individus, la différenciation de la tête ne s'est pas faite complètement, les auricules n'étant pas individualisées.

Dans six autres cas, il ne s'est pas différencié d'œil, mais j'ai toujours noté la présence du cæcum contre le bord interne du régénérat (*c*). Il s'agissait donc incontestablement de régénérats céphaliques inversés. J'attribue l'arrêt de la régénération au fait que l'animal est épuisé par une première régénération et par le séjour en milieu hypertonique.

La reprise du développement dans le régénérat jusque-là inhibé ne peut résulter d'un nouvel appel de néoblastes qui serait déclenché à distance par la section voisine. En effet, cette section ne peut provoquer cette reprise de développement que si elle coïncide exactement avec le niveau antérieur du régénérat retardé, c'est-à-dire si cette section supprime toute portion de tête antérieure à ce niveau. L'expérience prouve donc incontestablement que c'est la portion asymétrique de la tête qui provoque l'inhibition des parties correspondantes dans le régénérat retardé.

De plus, lors de la deuxième régénération, la moitié de la tête excisée n'est pas restituée. La base de régénération qui assure la reprise de la croissance du régénérat retardé après suppression de l'inhibition est déjà cicatrisée, et bénéficie d'une avance sur le côté opposé. Cette avance lui confère le pouvoir d'inhiber à son tour celui-ci. Les conditions qui entraînent une deuxième fois la réalisation de l'asymétrie sont donc les mêmes que lors de la première régénération, mais le sens de l'asymétrie est inversé. Théoriquement, par des sections successives, on pourrait obtenir indéfiniment le renversement de l'asymétrie.

II. — Formations doubles.

1) *Formation non simultanée de deux régénérats céphaliques à partir d'une même section transversale.* — Lorsqu'il y a eu retard de la cicatrisation sur une moitié de la section, la demi-tête la plus avancée n'exerce pas toujours une influence inhibitrice sur la portion de régénérat retardée. Dans un cas particulier, j'ai observé que la persistance d'une nécrose médiane après fermeture de la demi-section retardée empêche la transmission de l'inhibition. Le demi-régénérat retardé évolue comme le demi-régénérat avancé en une tête asymétrique à un œil. Chacun des deux demi-régénérats comprend un cæcum et tend à évoluer par la suite en une tête symétrique complète (fig. 21).

J'ai également observé un cas analogue où les deux demi-têtes formées l'une après l'autre se sont soudées avant l'achèvement de leur régulation et ont formé une tête à deux cæcums et trois auricules (fig. 22). L'observation de ces deux cas montre que la transmission de l'inhibition n'est possible

que si le régénérat avancé est directement en rapport avec le régénérat retardé. D'autre part, chacun des deux demi-régénérats est capable d'évoluer en une tête complète.

2) *Formation simultanée de deux régénérats céphaliques sur la même section transversale.* — La persistance d'une nécrose peu étendue occupant le milieu de la section entraîne la formation de deux demi-blastèmes distincts qui évoluent simultanément. Cependant, les deux demi-régénérats ainsi formés ne restent généralement pas indépendants l'un de l'autre. Lorsque la nécrose médiane disparaît, les deux blastèmes peuvent se remettre en

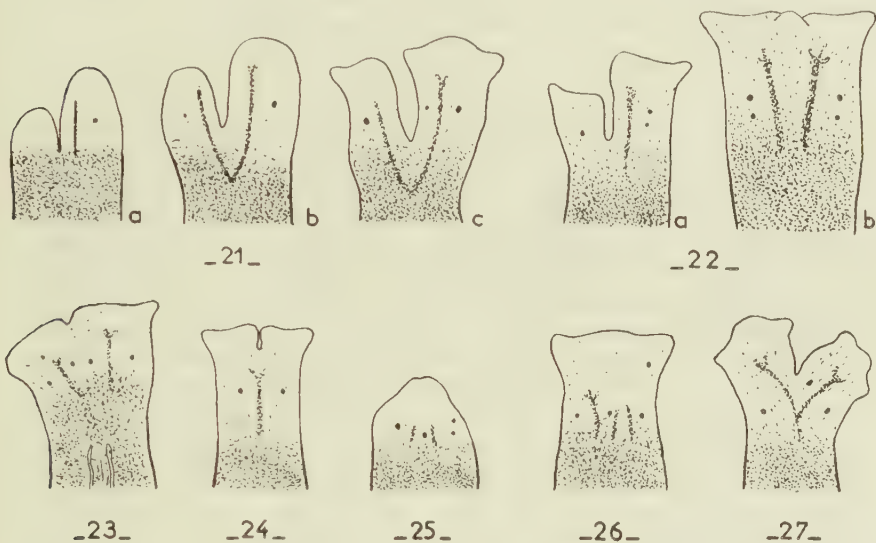


Fig. 21-27. — Formations doubles.

continuité, de telle sorte que la régénération se fait ensuite normalement sur l'ensemble de la section. Seule une entaille qui échancre le bord antérieur de la tête (fig. 24) atteste la duplication originelle du régénérat.

Dans certains cas, j'ai observé la formation de têtes à deux ou trois cæcums médians et pourvues en outre d'un œil supplémentaire médian situé au niveau des yeux normaux (fig. 25, 26). Ces têtes présentent des structures comparables à celles que j'ai observées dans le cas de la figure 22. Je pense que ces formes résultent de la soudure totale des deux régénérats ayant effectué très précocement un début de régulation latérale. Enfin, à partir d'une section en V dirigée vers l'avant, pratiquée dans la région du pharynx, j'ai obtenu un régénérat formé de deux têtes complètes (fig. 23) soudées entre elles. Les deux demi-régénérats peuvent aussi évoluer séparément (fig. 27).

L'ensemble des têtes dont les parties médianes sont dédoublées forme une série continue dont les termes successifs, représentés par les têtes à deux cæcums, les têtes à deux cæcums et trois yeux et enfin les têtes à deux cæ-

cums et quatre yeux, dépendent de la vitesse de régulation qui précède la soudure. Cette vitesse semble soumise à des variations individuelles.

La formation des têtes doubles résulte de l'édification de deux têtes asymétriques à partir de la même section, chacune de ces deux demi-têtes étant capable de redonner une tête complète normale. On peut donc conclure qu'une demi-section ne peut organiser qu'une demi-tête, qui possède des facultés autorégulatrices entraînant, par croissance *en direction transversale*, la différenciation de la demi-tête complémentaire qui n'a pu être formée par la souche.

III. — Régénération sur des sections transversale et sagittale combinées.

La détermination d'un blastème par une demi-section a été étudiée chez les Planaires d'eau douce en combinant une section transversale et une section sagittale. Cette méthode a permis à MORGAN (1901) puis GOETSCH (1925) de conclure qu'une demi-section engendrait une tête complète. Par le même procédé, ABELOOS (1930) a montré, au contraire, qu'une demi-section pouvait engendrer seulement une demi-tête dont l'organisation symétrique, secondairement acquise, était liée à la régénération le long de la section sagittale.

En fait, l'étude des formations asymétriques m'a montré que la régulation était un phénomène uniquement lié au caractère incomplet du régénérat et influençable par les conditions du milieu (blocage en milieu hypertonique) ou certaines variations physiologiques individuelles (formations doubles).

Il m'a donc paru indispensable de reprendre chez *P. lobata* ces expériences de sections transversales et sagittales combinées, non seulement en milieu normal, mais surtout en milieu hypertonique, afin de comparer les caractères de l'épimorphose à partir de la section sagittale à ceux de la régulation transversale du demi-régénérat céphalique.

Α) *Milieu normal*. — Dans une première série d'expériences, des individus ont été décapités puis coupés en deux par une section sagittale (fig. 28) et mis à régénérer dans des conditions normales de salinité et de température.

Dans la majorité des cas, la régénération s'est produite simultanément sur les deux surfaces de section. Sur la demi-section transversale est apparue une demi-tête qui s'est régularisée rapidement, entraînant, dans un délai de deux jours, la formation d'un second œil et d'une seconde auricule. Cette régulation s'est effectuée à la même vitesse que la régénération de la bande longitudinale et semblait de prime abord liée à cette dernière, conformément aux observations de M. ABELOOS chez *Pl. gonocephala*.

Cependant, au cours d'une expérience de ce type, j'ai remarqué que, chez quelques individus, la croissance latérale de la tête avait été plus rapide que celle du régénérat de la section sagittale (fig. 29). Cette différence ne peut s'expliquer que par un retard de la cicatrisation sur l'ensemble de la section sagittale.

D'autre part, un des individus a montré un net retard dans la régulation latérale de la tête, alors que la régénération de la section sagittale s'est effec-

tuée rapidement, de telle sorte qu'il y avait discontinuité entre le bord de la tête et celui du régénérat longitudinal (fig. 30).

Cette expérience montre déjà que *la régulation latérale de la demi-tête peut s'effectuer indépendamment de la régénération le long de la section sagittale*.

B) *Milieu hypertonique*. — En faisant agir le milieu hypertonique sur des fragments sectionnés comme précédemment, j'ai pu obtenir dans certains cas le blocage de la régulation transversale de la tête, tandis que la régénération le long de la section sagittale était encore possible. Cette expérience donne des résultats assez décevants. La plupart du temps, les animaux s'enroulent, la régénération demeurant souvent difficile, voire impossible.

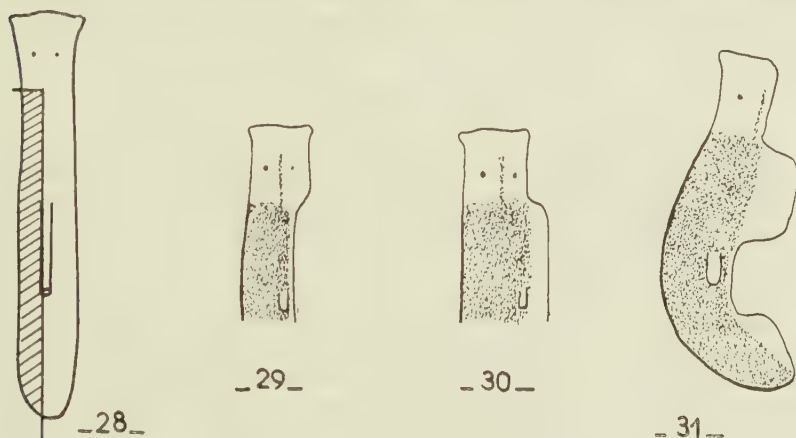


Fig. 28-31. — Régénération à partir de sections transversale et sagittale combinées.

Le 10-1-55, 24 *Procerodes* ont été sectionnées comme précédemment.

6 individus sont morts sans avoir régénéré.

Dans 5 cas, la section transversale a régénéré seule. 2 ont pu acquérir par la suite une organisation transversale complète de la tête. Dans ces cas là, la régulation s'est bien effectuée indépendamment de toute régénération sur la section longitudinale.

Dans les autres cas, il s'est produit une régénération à la fois sur la section sagittale et sur la demi-section transversale.

Dans 4 cas, la régénération s'est faite à peu près de la même façon qu'en milieu normal.

Dans 3 cas, la section sagittale a fourni un régénérat complet, mais la tête a été retardée dans sa croissance en direction latérale.

Enfin, dans 3 cas, j'ai obtenu une régénération aboutissant à la formation d'individus à contour très anormal : sur la demi-section s'est formée une demi-tête dont la croissance a été bloquée (2 cas) ou retardée (1 cas), tandis que, sur la section sagittale, se sont formés 2 régénérats isolés, l'un représentant un fragment de la région prépharyngienne, l'autre de la région post-pharyngienne (fig. 31). La fragmentation du régénérat latéral découlait dans les 2 cas d'un retard de la cicatrisation au niveau de la région pharyngienne.

L'absence de régénération dans cette région résulte vraisemblablement d'une inhibition par les portions de régénérats plus avancées, analogue à celle qu'on observe dans la régénération de la tête. Malheureusement, je n'ai pas pu observer la régulation de ces formes par retour en milieu normal.

En conclusion, les processus morphogénétiques qui aboutissent à la régulation d'une demi-tête en direction transversale sont électivement bloqués ou retardés en milieu hypertonique tandis que la régénération normale dans la même direction demeure possible.

Ces processus morphogénétiques régulateurs n'ont pas une section pour base de départ, mais sont liés au caractère incomplet du régénérat autorégulateur. En milieu normal et chez la majorité des individus, ils présentent les mêmes caractères que l'épimorphose régénératrice avec laquelle ils ont été confondus.

Je conviens de les désigner sous le nom d'*épimorphose régulateur*, en les opposant aux processus normaux d'*épimorphose régénératrice* en raison de leur sensibilité vis-à-vis du milieu hypertonique et de l'absence de section de départ.

IV. — Discussion.

1) *Nature et mécanismes normaux de régulation des systèmes morphogénétiques.* — La détermination du blastème chez les Planaires pourrait être considérée comme résultant d'une influence globale émanant des tissus anciens et fixant sa destinée en tête, queue et parties latérales : la différenciation du régénérat s'effectuerait par la suite spontanément, indépendamment de la souche. Les phénomènes qui viennent d'être étudiés indiquent, au contraire, que la base provoque la détermination en quelque sorte point par point : un régénérat formé sur une surface de section incomplète est déterminé comme incomplet. On doit donc admettre que les propriétés morphogénétiques des tissus lésés qui interviennent dans la détermination ne sont pas réparties uniformément le long de la section, mais varient *en tous ses points*, quelle que soit l'orientation de cette section.

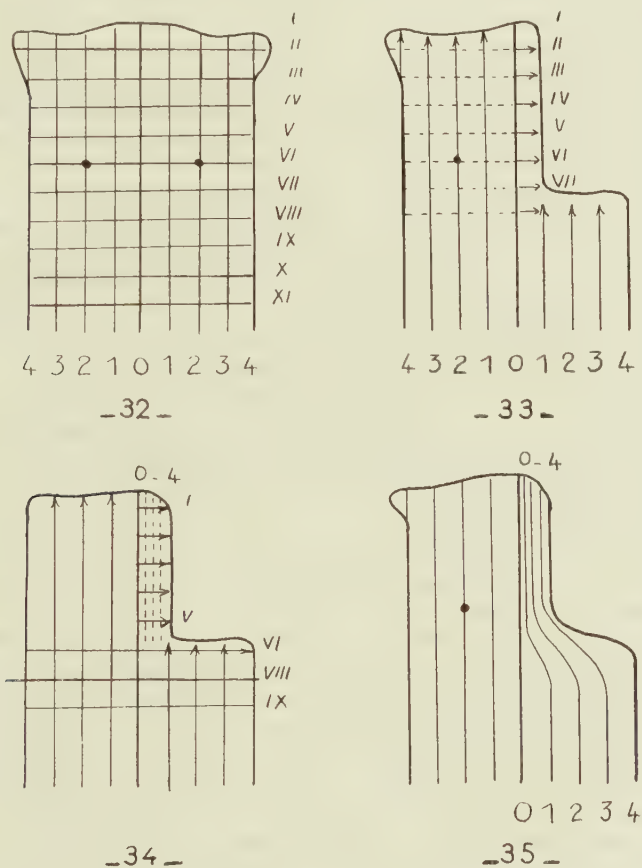
J'ai ainsi été amenée à considérer que le corps d'une Planaire comporte une infinité de régions peut-être infinitésimales, à propriétés métaboliques différentes, dont l'ensemble constitue ce qu'on a appelé *un champ morphogénétique*.

La variation des propriétés morphogénétiques s'observe selon les deux directions morphologiques du corps, longitudinale et transversale. Toute région du corps se trouve intégrée à la fois dans le système antéro-postérieur et dans le système transversal. Chacun de ces deux systèmes est autorégulateur : la succession complète de ses parties se rétablit dans un fragment. Une région du corps ne peut être produite que par autorégulation de l'un des deux systèmes auxquels elle est intégrée.

Toutes les régions intégrées par le système transversal sur une même perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur du corps manifestent des propriétés morphogénétiques communes dans leur régénération en direction antéro-postérieure et constituent de ce fait un *niveau du système antéro-postérieur*. De même, les régions intégrées dans le sens antéro-postérieur selon une parallèle à l'axe antéro-postérieur constituent un *niveau du système médio-latéral*.

Pour faciliter l'exposé des interprétations fondées sur cette conception, j'utiliserai une représentation conventionnelle des niveaux des deux systèmes

d'intégration (fig. 32). Je conviens de représenter un certain nombre de ces niveaux hypothétiques de chaque système de l'animal normal par des lignes droites, parallèles et équidistantes, sauf dans le cas où les phénomènes de régénération observés chez le vivant laissent supposer que les niveaux sont déviés de leur direction normale. Je conviens enfin de désigner chaque niveau



par un nombre. Les niveaux du système transversal d'intégration seront numérotés en chiffres arabes croissant en direction médio-latérale, le nombre 0 étant attribué à l'axe antéro-postérieur, tandis que les niveaux symétriques par rapport à cet axe sont affectés du même nombre. Les niveaux du système antéro-postérieur seront numérotés en chiffres romains croissant de l'avant vers l'arrière, I représentant le bord antérieur de la tête. Une région morphogénétique ou un organe pourra être défini par ses coordonnées (par exemple : 2, VI pour l'œil).

Supposons qu'une section transversale intéresse le niveau VIII du système antéro-postérieur. Chaque niveau lésé du système transversal (0, 1, 2...) tend, par régulation du système antéro-postérieur, à récupérer ses parties manquantes dans le prolongement des parties présentes dans la souche, si bien que chaque région située au voisinage de la section semble « induire » la formation de toutes les régions situées sur une même ligne perpendiculaire à cette section.

C'est pourquoi je conviens de représenter la partie d'un niveau en voie d'autorégulation par une ligne (droite ou courbe suivant les cas), perpendiculaire à la surface de section, prolongeant la ligne figurant le niveau lésé et pourvue d'une flèche indiquant la direction dans laquelle s'effectue la croissance régénératrice (fig. 33).

Dans chaque bande antéro-postérieure, la régulation du système se produit sans modification des propriétés résultant de la position de cette bande dans le système transversal demeuré complet. La régénération en direction antéro-postérieure assure donc indirectement la restitution des niveaux I à VII par intégration transversale dans les parties régénérées. Dans certains cas, il sera nécessaire de tenir compte de la structure des niveaux ainsi reconstitués. Je conviens de les représenter par des lignes pointillées (fig. 33).

Un régénérat formé sur une section transversale et s'accroissant en direction antéro-postérieure résulte de l'autorégulation dans cette direction de l'ensemble des niveaux parallèles du système transversal. L'ensemble de ces niveaux constitue dans le régénérat ce que je conviens d'appeler une *aire de détermination*.

2) **Mécanismes de détermination des régénérats se formant sur une portion de section.** — Les niveaux 0 à 4 lésés par une moitié gauche de section transversale (VIII, cas fig. 33) se complètent normalement en direction antéro-postérieure en édifiant un demi-régénérat. Les niveaux I à VIII du système antéro-postérieur dont la reconstitution accompagne nécessairement l'autorégulation des niveaux 0 à 4 sont incomplets en direction transversale. Ils manifestent de ce fait le pouvoir autorégulateur du système transversal et constituent une nouvelle aire de détermination, perpendiculaire à la première et à l'origine du rétablissement de la symétrie bilatérale. J'appellerai cette aire de détermination, située le long du plan sagittal, contre le bord interne de la tête asymétrique, *aire de détermination complémentaire*. La formation de nombreuses têtes à partir de la même section ou d'une tête sur des fragments quelconques de section, qui a été observée à plusieurs reprises chez les Planaires d'eau douce, implique vraisemblablement les mêmes mécanismes de détermination. La structure des têtes, au début de leur formation, dépend de l'étendue et de l'emplacement de la portion de section. L'acquisition d'une structure transversale complète résulte de l'adjonction secondaire de deux aires de détermination complémentaires en direction transversale situées de part et d'autre de l'aire de détermination en direction antéro-postérieure induite par la souche.

Il est vraisemblable que la régénération à partir de portions de sections longitudinales implique les mêmes mécanismes.

3) *Formation des régénérats asymétriques en milieu hypertonique.*

— a) *Mécanismes de détermination des têtes asymétriques.* — En raison du caractère de la cicatrisation le long de la section, la régénération s'effectue en deux phases successives. La régénération débute à partir d'une demi-section, mais s'effectuera par la suite sur tout l'ensemble de la section. Lors de la première phase de régénération, la moitié seulement des niveaux du système transversal est en voie de régulation. Le demi-régénérat ainsi formé tend à se compléter en direction transversale, produisant ainsi une *aire de détermination complémentaire*, perpendiculaire à la première et dont la croissance différentielle est bloquée par le milieu hypertonique. Au cours de la deuxième phase, au contraire, tous les niveaux du système transversal intéressés par la section sont en voie d'autorégulation. Remarquons que cette deuxième phase est supprimée chez certaines asymétriques à un œil.

La topographie des asymétriques à deux yeux montre que les parties différenciées au cours de la première phase sont les parties les plus antérieures du régénérat : la détermination débute par la mise en place des niveaux les plus distaux et progresse en direction basipète. Lors de la deuxième phase, les niveaux 1, 2, 3, 4, présents sur la moitié de section qui vient de cicatriser tardivement, deviennent à leur tour autorégulateurs. Cependant, les niveaux différenciés dans la portion asymétrique avancée (I à V dans le cas de la fig. 34) et complets en direction transversale ne sont pas reproduits. Le premier niveau régénéré du côté retardé est le niveau VI qui est en voie de détermination dans l'autre côté. A partir de ce moment, la détermination des niveaux plus postérieurs se fait simultanément des deux côtés selon une séquence normale (VII, VIII, etc.). Ainsi s'explique que les yeux se trouvent sur une même ligne transversale dans le demi-régénérat normal et dans le demi-régénérat incomplet.

b) *Structure de la tête asymétrique complètement déterminée.* — Lorsque l'animal a reconstitué tous les niveaux manquants en direction antéro-postérieure, la tête — malgré son aspect asymétrique — est complète, la portion morphologiquement absente étant représentée contre le bord interne de la partie asymétrique du régénérat. Quels sont les rapports entre ces parties réduites engendrées en direction transversale et les parties postérieures normales du même côté ?

On pourrait imaginer que les niveaux du système transversal 1, 2, 3, 4, reconstitués par l'aire de détermination complémentaire de la portion asymétrique sont en rapport avec les niveaux correspondants dans le côté retardé. L'organisation du régénérat serait alors *complète et continue* (fig. 35). Le régénérat retardé ne serait pas à proprement parler inhibé. Cette hypothèse ne peut être retenue. En effet, une telle organisation de la tête impliquerait, après retour à des conditions normales, des mécanismes de régulation s'effectuant dans trois directions : transversale pour le bord interne de la portion asymétrique, longitudinale pour le bord antérieur du régénérat retardé et oblique pour l'angle formé par ces deux bords. L'observation de la croissance secondaire des têtes asymétriques m'a montré que la régénération s'effectue au contraire exclusivement par croissance régulière en direction transversale à partir du bord interne de la portion de régénérat asy-

métrique. L'organisation de la tête est donc *complète* mais *discontinue* (fig. 34).

c) *Nature des phénomènes d'inhibition en jeu dans la formation des asymétries.* — L'expérience a montré que l'inhibition en jeu dans la production des asymétries n'est pas définitive. Elle cesse lorsque la portion asymétrique de la tête a été complètement excisée. Par ces caractères, l'inhibition peut s'apparenter au phénomène de dominance exercée par la tête sur les parties plus postérieures, selon le concept des gradients métaboliques de CHILD. Cependant, la production des asymétries à deux yeux montre que l'inhibition est *partielle* : elle ne frappe que les parties antérieures du régénérat. D'autre part, l'étendue de la région inhibée est *variable* suivant les individus : elle englobe une partie plus ou moins grande de la région préoculaire ou peut s'étendre plus ou moins loin en arrière des yeux. Ces deux caractères montrent que l'inhibition ne relève pas d'un phénomène de dominance qui, d'après la conception de CHILD, implique une inhibition totale de tout régénérat s'édifiant en arrière de la tête.

L'absence d'un certain nombre de niveaux antérieurs (I à V) dans la partie distale du demi-régénérat retardé semble liée au fait que ces niveaux sont déjà déterminés dans la portion asymétrique. L'inhibition découle donc du caractère complet du régénérat. Cependant, la discontinuité qui existe entre les niveaux 1, 2, 3, 4, dans l'aire de détermination complémentaire de la tête et dans la moitié retardée implique que la transmission de l'inhibition s'effectue par un mécanisme particulier différent de celui qui assure l'intégration dans un système morphogénétique normal.

Pour que l'inhibition puisse s'exercer, il faut que la séquence des niveaux 4, .. 0, .. 4 en voie d'autorégulation après cicatrisation de la demi-section retardée soit complète. La persistance d'une nécrose, en créant une lacune dans cette séquence, empêche l'inhibition de se transmettre et le demi-régénérat retardé peut évoluer normalement.

De même, l'inhibition ne peut être transmise que si l'aire de détermination complémentaire est en contact avec le demi-régénérat inhibé. Lorsqu'on pratique chez une Planaire une encoche transversale en arrière de la tête sans aucune ablation, toutes les régions sont représentées et, cependant, la régénération se produit sur les deux lèvres de l'encoche. Les portions de niveaux du système transversal présentes dans la demi-tête en avant de l'encoche ne peuvent inhiber l'autorégulation des portions correspondantes situées en arrière de l'encoche parce qu'elles ne sont pas directement en rapport. La conduction de l'inhibition ne peut donc s'effectuer que si la partie inhibante et la partie inhibée sont étroitement contiguës.

Dans une tête asymétrique, l'inhibition est transmise par la région du sommet de l'angle formé par les régénérats longitudinal et transversal.

Les portions de niveaux transversaux 0 à 4 présents dans l'aire de détermination complémentaire sont incomplets en direction postérieure et tendent à présenter une régulation dans cette direction. Les portions de niveaux transversaux des régions anciennes du côté retardé tendent au contraire vers une régulation antérieure. Cette opposition est peut-être à l'origine d'une inhibition réciproque entre le niveau 4 du système et le niveau 1 de la souche qui transmettrait latéralement cette inhibition aux niveaux plus externes.

V. — Résumé.

1° Sur une moitié de section seule cicatrisée s'édifie seulement la moitié correspondante de la tête. La détermination d'un régénérat sur une section transversale s'effectue donc point par point par autorégulation en direction antéro-postérieure des divers niveaux du système transversal bilatéral.

2° Un demi-régénérat récupère sa symétrie bilatérale physiologique grâce au pouvoir régulateur du système d'intégration transversal, réalisant secondairement une *aire de détermination complémentaire* qui, en milieu normal, assurera l'édification de la moitié symétrique par une épimorphose régulatrice indépendante de la section primitive.

3° Cette épimorphose régulatrice est bloquée en milieu hypertonique, d'où la formation de types tératologiques particuliers (asymétriques à un œil et asymétriques à deux yeux) où l'aire de détermination complémentaire inhibe dans le régénérat retardé la détermination des niveaux du système antéro-postérieur qui sont déjà représentés dans le régénérat avancé. La demi-tête est d'autant plus réduite que le décalage de la cicatrisation entre les deux demi-sections a été plus accentué.

4° L'inhibition exercée sur le régénérat retardé par l'aire de détermination complémentaire cesse lorsque la partie symétrique est excisée à sa base. Le régénérat retardé reprend alors son développement et inhibe à son tour la reconstitution des parties excisées : d'où le renversement de l'asymétrie.

5° L'hypertonie inhibe l'épimorphose régulatrice en direction transversale sans inhiber l'épimorphose régénératrice dans la même direction.

6° Deux blastèmes évoluant séparément sur la même surface de section peuvent chacun donner naissance à une tête symétrique, grâce au phénomène d'autorégulation transversale de chaque régénérat. Des phénomènes de soudure plus ou moins tardifs conditionnent la formation de têtes à portions médianes dédoublées (avec deux cæcums, parfois trois ou quatre yeux).

CHAPITRE III

LES TÊTES TÉRATOMORPHIQUES

Je désignerai sous le nom de *têtes tératomorphiques* divers types de régénérats céphaliques anormaux, analogues à ceux qui ont été décrits sous ce nom par CHILD chez les Planaires d'eau douce et qui n'avaient pas été observés chez *P. lobata* ni par STEIMANN ni par LUS. Les têtes de ce type sont obtenues au niveau de la base du pharynx ou dans la région pharyngienne et leur production est liée à une contraction de la section qui donne à celle-ci la forme d'un V ouvert vers l'avant.

I. — Description des têtes tératomorphiques.

1) *Evolution des régénérats.* — Les sections qui intéressent la base du pharynx ou la région pharyngienne antérieure se contractent parfois au point que les moitiés droite et gauche de la section sont étroitement rapprochées et finissent par se souder. Toute régénération devient impossible à peu d'exceptions près. Les fragments ainsi refermés ne sont pas limités anté-

rieurement par une section mais par les deux bords latéraux du corps devenus contigus. Cette disposition apparaît clairement grâce à la répartition des cæcums et des testicules (fig. 36, *a*). La soudure des deux moitiés de la section entraîne en outre un changement dans la forme du fragment. Sa face dorsale devient fortement convexe, tandis que la ligne de suture qui persiste parfois un certain temps prend une direction dorso-ventrale (fig. 36, *b*).

Il est à remarquer que ces phénomènes de soudure se produisent indépendamment des processus de cicatrisation. En effet, ils peuvent s'effectuer indifféremment soit avant, soit après la cicatrisation et parfois même après la formation du blastème.

Ces processus de fermeture non suivis de régénération ne peuvent être assimilés aux processus de cicatrisation non suivis de régénération qui s'observent dans les fragments courts prélevés dans les régions extrêmes du corps ou chez des individus mis à régénérer dans des conditions de milieu anormales.

Les régénérats qui se forment sur des sections contractées sont tous anormaux au moins pendant la durée de leur développement. Ils présentent une forme triangulaire qui diffère nettement de l'aspect tronqué des régénérats normaux. Par leur évolution et leur aspect définitif, ces régénérats se rattachent à de nombreux types que je décrirai sur des individus dont je connais l'évolution chronologique détaillée.

A. — La soudure entre les deux moitiés de la section n'exclut pas toujours toute possibilité de régénération. Dans de très rares cas, un blastème peut se former tardivement et évoluer dans la région de la suture. La tête qui en résulte est petite, triangulaire, et possède une auricule médiane située au sommet du régénérat.

Chez un seul individu sectionné le 14-10-1953, et cicatrisé le 17-10, la régénération a pu s'effectuer tardivement malgré une soudure des deux moitiés de la section (fig. 37, *a*). Tardivement, le 26-10, est apparu un petit régénérat de tête possédant une auricule médiane (*b*). Ce régénérat semble avoir pris naissance aux dépens des bords externes de la section d'après sa position ventrale (*b'*). Le 28-10, la tête s'est élargie et a différencié un œil très rapproché du cæcum médian (*c*). Enfin, le 30-10, la tête avait différencié son deuxième œil (*d*).

B. — Lorsque la section est contractée sans qu'il y ait eu soudure, le blastème qui prend naissance occupe un volume plus ou moins grand suivant l'intensité de la contraction.

a) Dans un premier type, qui correspond à une contraction maximum de la section, la régénération aboutit à la formation d'une tête cyclope, dépourvue de cæcum intestinal et possédant un œil et une auricule impairs et médians.

Chez un individu sectionné le 14-10-1953, les deux bords de la plaie se sont rapprochés et la régénération a débuté le 20-10 dans la concavité de la section (fig. 38, *a*). Ce blastème a évolué lentement en un régénérat pointu. Le 26-10, ce régénérat ne présentait ni cæcum ni œil (*b*). Le 30, ce régénérat avait conservé sa forme pointue, accusée par la différenciation d'une auricule médiane antérieure et un seul œil s'est différencié au milieu de la tête (*c*). Aucun cæcum intestinal ne s'est formé.

Dans un cas isolé, j'ai obtenu une tête se rattachant à ce type mais chez laquelle on distinguait nettement deux yeux fusionnés en une seule masse en forme d'X (fig. 39).

L'acquisition de pareilles structures est définitive : je n'ai jamais obtenu de régulation rétablissant une organisation normale.

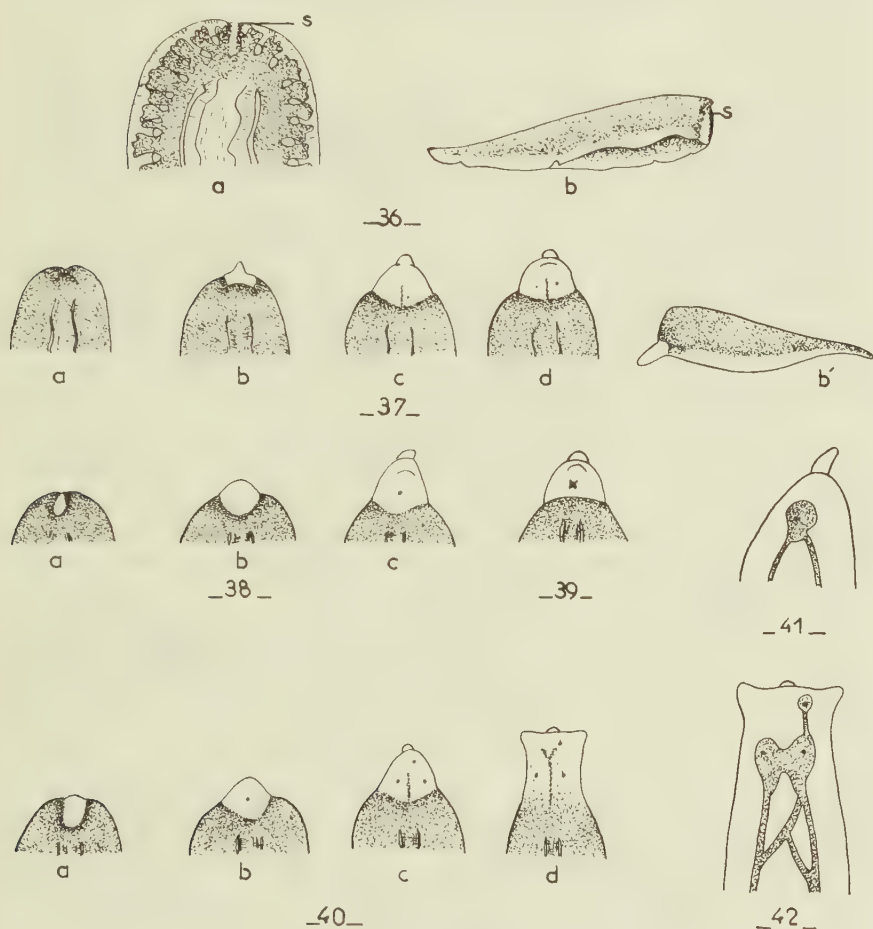


Fig. 36-42. — Têtes tératomorphiques formées à partir de sections transversales.

En vue d'étudier la configuration du système nerveux chez les types tératomorphiques à un œil, j'ai pratiqué des coupes histologiques dans des régénérats et examiné des individus vivants entre lame et lamelle. J'ai pu ainsi constater que l'œil médian est différencié dans le voisinage d'un ganglion cérébroïde *unique* d'où partent deux cordons nerveux très rapprochés (fig. 41). Dans le cas de la figure 39, la présence des deux yeux très rapprochés était liée

à celle de deux masses cérébroïdes à peine distinctes dans leur région antérieure, les cordons nerveux étant plus rapprochés que normalement.

b) L'apparition d'un œil impair n'entraîne pas nécessairement la formation d'une tête cyclope. En effet, une deuxième détermination, cette fois-ci normale, peut se superposer rapidement à la première *avant la différenciation de l'auricule* et entraîner la production d'une tête à trois yeux et parfois trois auricules.

La figure 40 représente un individu sectionné le 29-10-1952, ci catrisé le 30-10 sans contractions notables. Celles-ci se sont produites plus tardivement, si bien que le 3-11, la régénération débutait sur une section fortement concave (a). Le 10-11, l'animal possédait un régénérat pointu avec un œil médian (b). Le 12-11, la tête présentait en plus un cæcum et deux yeux en position normale. L'œil différencié deux jours auparavant se trouvait rejeté à droite du cæcum et en avant du niveau normal des yeux. Enfin, la tête présentait aussi une auricule médiane (c). Le 20-11, la tête avait subi un élargissement correspondant à l'apparition des deux auricules latérales, les formations impaires d'œil et d'auricule étant encore présentes (d).

J'ai obtenu d'autres cas analogues chez lesquels la régulation de la tête se traduit par un élargissement accompagné du réjet de l'auricule impaire sur l'un des côtés, tandis qu'une auricule se forme en position symétrique par rapport à la première.

Chez ces individus, l'œil supplémentaire précocement différencié tend à disparaître dans des délais parfois très longs.

Chez l'individu dont la séquence régénératrice a été représentée sur la figure 40, j'ai observé la constitution d'un double système nerveux correspondant à chacune des deux différenciations successives : l'un normal, l'autre rappelant celui des formes cyclopes, en relation avec l'œil impair. Du ganglion impair partait un cordon nerveux unique se bifurquant en arrière pour rejoindre les cordons nerveux normaux (fig. 42).

c) Des régénérats pointus, dont la forme rappelle en tous points ceux qui évoluent en têtes cyclopes, acquièrent parfois, simultanément ou successivement, deux yeux plus ou moins rapprochés l'un de l'autre et peuvent présenter un cæcum intestinal médian. Ces têtes peuvent acquérir en outre une auricule impaire ou encore deux auricules très rapprochées.

Par exemple, un individu sectionné le 29-10-1952 dont la régénération avait débuté dans une boutonnière le 3-11 (fig. 43, a) avait différencié un œil droit très rapproché du cæcum et une auricule médiane (b) le 6-11. Le 10, l'œil droit s'étant éloigné du cæcum, l'œil gauche est apparu et la tête portait deux auricules très rapprochées (c).

Chez un autre individu, sectionné le 17-9-1952 et qui présentait un début de régénération le 20-9 (fig. 44 a), un œil droit est apparu près du cæcum médian (b). Le 23-9, la tête s'étant élargie, l'œil gauche est apparu (c). Enfin le 24, les deux auricules sont apparues en position plus rapprochée que la normale (d).

d) J'ai enfin observé la formation de régénérats pointus redevenant normaux à l'apparition des yeux.

e) Il est important de remarquer que les régénérats asymétriques (cf. chapitre II), se formant sur une moitié de section contractée peuvent présenter les mêmes anomalies dans leur détermination. Les têtes qui en résultent, représentent généralement la moitié droite ou gauche d'une tête se rattachant aux têtes tératomorphiques à 2 yeux et une auricule (fig. 45). J'ai

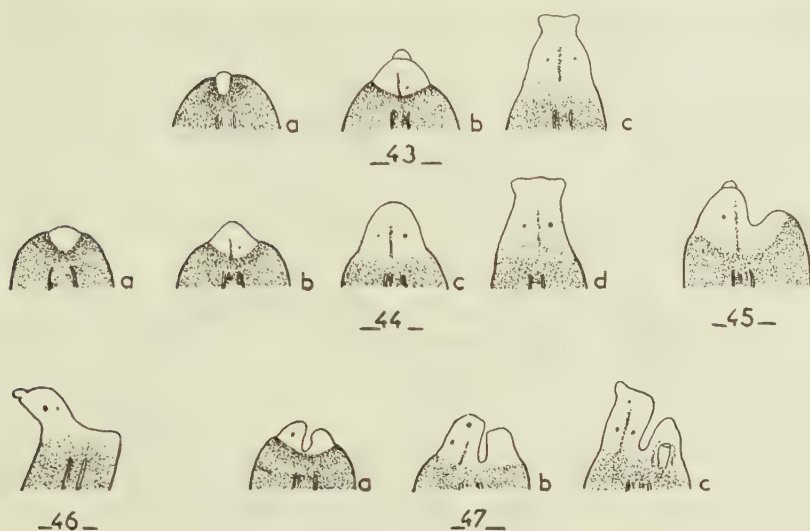


Fig. 43-47. — Têtes tératomorphiques formées à partir de sections transversales (*suite*).

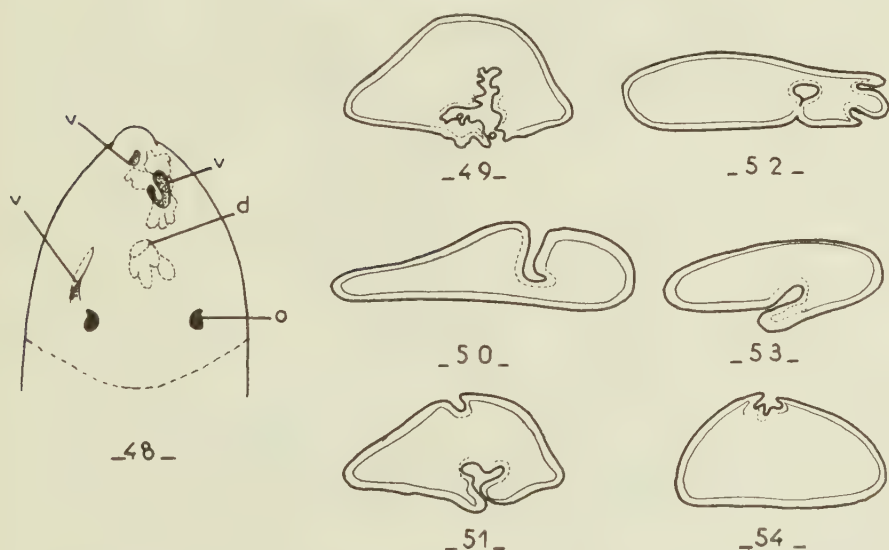


Fig. 48-54.

Fig. 48. — Reconstitution d'une tête tératomorphique d'après une série de coupes ; *d* : invaginations dorsales ; *v* : invaginations ventrales ; *o* : œil.

Fig. 49-53. — Invaginations épidermiques dans des têtes tératomorphiques formées sur des sections contractées.

Fig. 54. — Invaginations épidermiques dans une tête tératomorphique formée sur une section en V.

aussi obtenu plusieurs fois des demi-têtes de forme pointue avec une auricule médiane et un œil situé contre le bord interne du régénérat. Un autre cas (fig. 47) m'a été fourni par une hémihétéromorphose (cf. chapitre V). La tête a différencié un œil le 9-5 (a) puis un cæcum médian et un œil plus postérieur le 12-5 (b). Le 14, le régénérat (c) avait l'aspect d'une tête à contour normal à trois yeux comparable au cas de la figure 40.

L'anomalie qui frappe les régénérats se formant sur une section complète contractée peut donc frapper également les demi-régénérats qui se forment sur ces sections.

2) *Invaginations épidermiques dans les têtes tératomorphiques.* —

Les têtes tératomorphiques présentent toujours dans leur région pré-oculaire d'importantes invaginations de l'épiderme au sein du parenchyme sous-jacent (fig. 48). C'est en pratiquant des coupes histologiques en séries dans ces régénérats que j'ai pu mettre en évidence ces formations invisibles chez l'individu vivant. Cependant, ces invaginations ne peuvent être attribuées à des artéfacts se produisant à la fixation par suite de la contraction du mésenchyme. En effet, j'ai toujours employé le Zenker-formol qui fixe les individus en extension ; l'épiderme de la souche et celui des régénérats normaux sont toujours indemnes de plissements, à l'exception de certains régénérats en apparence normaux provenant de la régulation de têtes pointues.

Si les invaginations épidermiques se produisent obligatoirement dans toutes les têtes tératomorphiques, elles sont réalisées de façons très différentes suivant les individus. Elles peuvent se produire à partir de l'épiderme ventral (fig. 49) ou dorsal (fig. 50), parfois simultanément à partir des deux (fig. 51). Exceptionnellement, elles peuvent se former à partir des bords latéraux (fig. 52). Le nombre de ces invaginations est également très variable (de 1 à 5 sur un même régénérat).

Enfin, ces invaginations présentent des formes très variées. Parfois, elles revêtent l'aspect de simples doigts de gant plus ou moins profonds. Plus souvent, elles sont ramifiées de façon complexe.

L'épiderme invaginé présente histologiquement des caractères particuliers qui le distinguent à la fois de l'épiderme dorsal et de l'épiderme ventral (fig. 55-56). Les cils vibratiles sont généralement beaucoup plus longs que les cils normaux ; ils forment parfois une véritable flamme vibratile dans la lumière de l'invagination. Les rhabdites sont également plus abondants que dans l'épiderme normal. Sur les coupes, on en observe parfois une grande quantité, expulsés parmi les cils vibratiles. Mais, cet épiderme présente surtout des caractères de dégénérescence : la basale disparaît, les contours cellulaires et nucléaires sont estompés. Cette désorganisation qui frappe tout épiderme invaginé montre que ces formations sont appelées à disparaître.

Chez certains individus, il existe, à côté des invaginations, des évaginations en forme de languettes où l'épiderme présente des traces de désorganisation (fig. 53).

3) *Sérialion des anomalies.* — Tous les types tératologiques décrits ci-dessus ont pour base de départ une section contractée. Le blastème logé

dans la concavité de la section donne toujours naissance à un régénérat pointu qui évolue différemment suivant les cas.

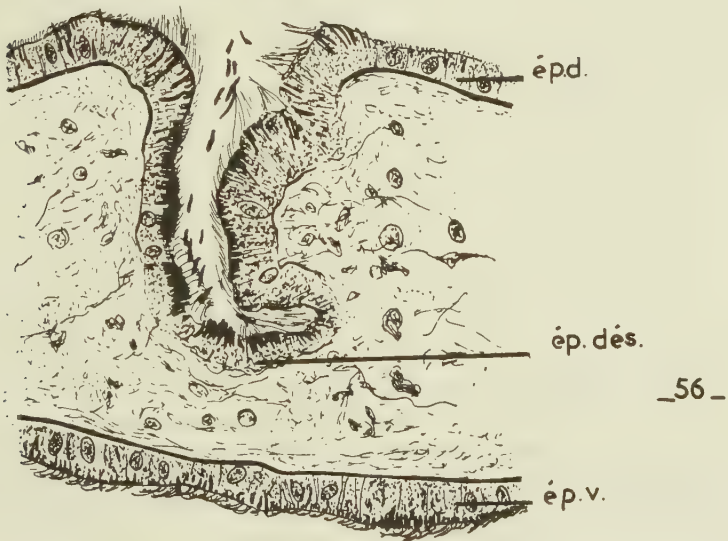
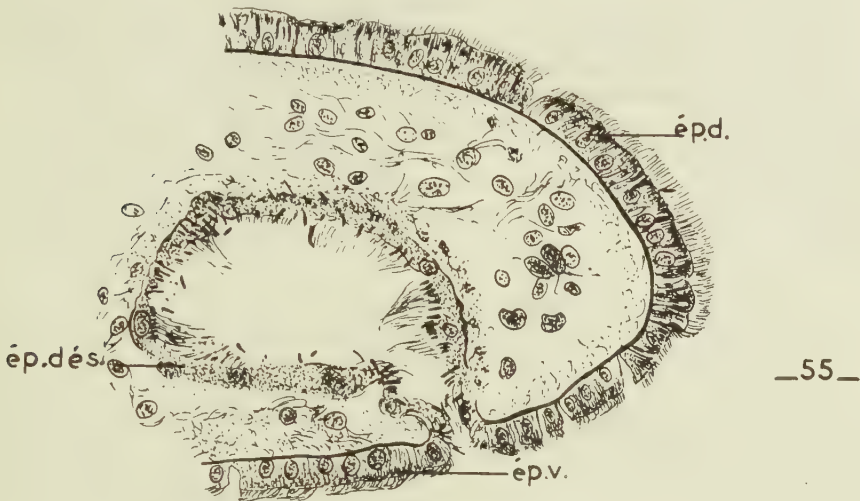


Fig. 55-56. — Coupes histologiques dans des invaginations épidermiques. *ép. d* ; épiderme dorsal ; *ép. v* : épiderme ventral ; *ép. dés.* : épiderme invaginé en voie de désorganisation.

La figure 57 résume schématiquement les différentes possibilités de régénération à partir de sections contractées.

A. — Lorsque la section s'est refermée (A), il ne se produit généralement

aucune régénération (*a*). Dans de rares cas, un blastème peut se former (*a'*) et évoluer en une tête à une auricule, les yeux n'étant différenciés que plus tardivement.

B. — Lorsque la section ne se referme pas (B), le blastème envahit la concavité de la section (*b*) et donne naissance à un régénérat triangulaire (R). Ce régénérat peut devenir normal lors de l'apparition des yeux (R4). Dans d'autres cas, il demeure pointu et acquiert soit un œil (R2), soit deux yeux (R3). Les formes à un œil (R2) peuvent acquérir une auricule médiane (R'2) et ne sont alors plus susceptibles d'évoluer. Les régénérats (R2) peuvent encore acquérir en plus deux yeux en position normale (R''2). Par apparition d'une deuxième auricule ou de deux auricules supplémentaires symétriques, la

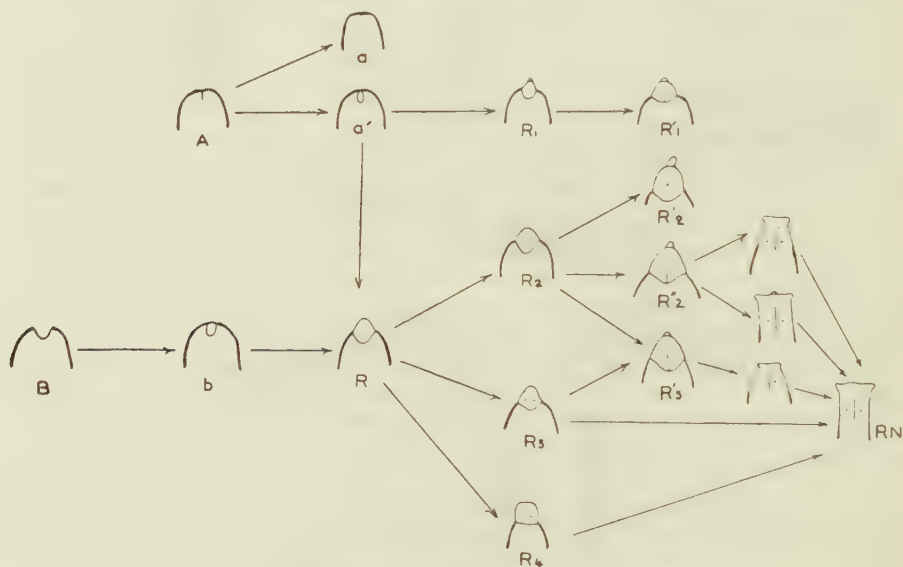


Fig. 57. — Evolution et sérieation des régénérats de têtes tératomorphiques.

tête tend à redevenir normale (RN). Enfin, si l'œil unique représente l'œil droit ou gauche, la tête tend à redevenir normale par élargissement et acquisition de l'œil et de l'auricule symétriques manquants avec formation transitoire d'une tête pourvue de deux yeux et d'une seule auricule (R'3).

Les régénérats pointus qui présentent d'emblée deux yeux (R3) peuvent acquérir une seule auricule (R'3) ou encore deux auricules après élargissement de la tête qui tend à redevenir normale.

Ainsi les anomalies qui viennent d'être décrites doivent être considérées comme les termes successifs d'une *série* à deux variables qui entrent en jeu successivement :

1° La contraction musculaire qui détermine la forme initiale du blastème.

2° Le pouvoir de régulation du régénérat, dont dépend la structure de la tête en fin de régénération.

Ainsi, une forte contraction musculaire produit des régénérats dépourvus

d'yeux lors de l'apparition des auricules (R1). Pour une contraction moins forte, on obtient successivement des régénérats pointus à un œil (R2) puis à deux yeux (R3) et enfin des régénérats normaux à l'apparition des yeux (R4). Quant au pouvoir de régulation, il conditionne la formation des têtes cyclopes, des têtes à trois yeux, deux yeux, et enfin des têtes normales.

Remarquons enfin que la régulation s'effectue de deux façons différentes. Dans certains cas, l'organe primitivement unique devient un organe droit ou gauche tandis que l'organe symétrique apparaît au cours d'un élargissement de la tête. Dans d'autres cas, l'organe unique demeure impair. Un retour à l'organisation normale n'est alors possible que s'il se produit rapidement une deuxième détermination qui se superpose à la première et met en place une tête normale.

4) *Comparaison avec les types tératomorphiques décrits chez les Planaires d'eau douce.* — Des anomalies caractérisées par l'absence d'une partie plus ou moins étendue de la région médiane, décrites par CHILD sous le nom de *têtes tératomorphiques*, étaient connues uniquement chez les Planaires d'eau douce, à l'exception d'un cas de cyclopie décrit par LUS chez *Cercyra papillosa*. La série d'anomalies que je viens de décrire chez *P. lobata* est comparable, mais non en tous points, à la série des têtes tératomorphiques des Planaires d'eau douce.

Chez les Planaires d'eau douce, les types les moins modifiés subissent seulement un rapprochement ou une fusion des yeux sans modification dans le contour général de la tête (« tératophthalmiques » de CHILD). Dans d'autres têtes, plus modifiées, l'anomalie porte non seulement sur les yeux, qui sont fusionnés, mais aussi sur les auricules, qui peuvent être plus ou moins rapprochées (« tératomorphiques »). Dans quelques rares cas, l'œil disparaît, l'auricule médiane subsistant (type « anophtalme »). Si l'auricule n'est pas représentée on a un individu « acéphale ».

CHILD pense que la sériation des anomalies a pour origine une inhibition de la différenciation portant sur une portion plus ou moins étendue des régions médianes de la tête. Dans le type tératophthalmique, qu'il classe à part, seule la région située entre les deux yeux serait inhibée (fig. 58, a), tandis que, chez les tératomorphiques, l'inhibition intéresse toute la partie comprise entre les yeux et l'extrémité antérieure de la tête, les limites latérales de la région inhibée variant suivant le type d'anomalies (fig. 58, b).

Chez *Planaria* ou *Dugesia*, l'inhibition entraîne la fusion des yeux avant toute autre modification. Ce type tératophthalmique n'a pas d'équivalent chez *Procerodes*. Inversement, la fusion des auricules de *P. lobata* n'entraîne pas toujours celle des yeux. Le type de tête à une auricule et deux yeux qui en résulte n'a donc pas d'équivalent chez les Planaires d'eau douce.

Un schéma identique à ceux de CHILD construit pour *P. lobata* (fig. 59) montre que les différences entre les deux organismes résultent exclusivement des caractères topographiques de la tête. Chez *Planaria*, ou *Dugesia*, la tête est pointue, les auricules insérées latéralement et postérieurement, les yeux très rapprochés. Chez *P. lobata*, au contraire, la forme de la tête est rectangulaire, les auricules très antérieures et relativement rapprochées l'une de

l'autre. Les yeux, par contre, sont beaucoup plus éloignés que dans les espèces précédentes. Il en résulte que l'inhibition la plus faible entraîne le rapprochement des auricules avant celui des yeux.

Enfin CHILD a toujours observé des processus de régulation qui rappellent de très près ceux que je viens de décrire. Il a principalement observé la formation d'une tête normale à partir d'une tête tératomorphique à un œil et une auricule par l'intermédiaire d'une tête à trois yeux et quatre auricules. La deuxième détermination semble en tous points semblable à celle qui entraîne, chez *P. lobata*, la formation des têtes à trois yeux et trois auricules. Il a également observé l'apparition d'un œil médian dans le type anophtalme.

La sériation des types tératomorphiques des Planaires d'eau douce et les caractères de leur régulation présentent donc des affinités incontestables avec ceux qu'on observe chez *P. lobata*. Une comparaison sera donc possible entre les deux ordres de données.

II. — Facteurs déterminant la production des têtes tératomorphiques.

1) **Méthode des « fréquences de tête ».** — L'étude de la production des têtes tératomorphiques a été abordée chez les Planaires d'eau douce d'un point de vue exclusivement statistique.

En faisant varier les conditions expérimentales, on obtient une variation dans la « fréquence de la tête », donnée par une formule conventionnellement établie par CHILD.

Le calcul d'une telle « fréquence » chez *P. lobata*, s'est révélé inutile, parfois même impossible.

A. — Les coefficients établis pour le calcul de la « fréquence de tête » correspondent à des types d'anomalies qui n'ont pas tous d'équivalent chez *P. lobata*, où se produisent par contre des types tératomorphiques particuliers. La nécessité de choisir pour cette espèce de nouveaux coefficients rend impossible une étude comparative avec les Planaires d'eau douce.

B. — Les régénérats de têtes tératomorphiques chez *P. lobata* sont sujets à une régulation qui leur permet de récupérer une forme normale. Certains régénérats évoluent très rapidement tandis que d'autres ne se modifient que très tardivement. D'autres régénérats, enfin, ne sont susceptibles d'aucune régulation.

J'ai tenté de donner des coefficients à certains types tératomorphiques en tenant compte de la forme générale de la tête et de la position des yeux, soit :

- 100 : têtes larges à deux yeux
- 50 : têtes pointues à deux yeux
- 25 : têtes pointues à un œil médian
- 0 : fermeture sans régénération.

Dans une expérience effectuée le 29-10-52, 24 *Procerodes* ont été sectionnées transversalement au niveau de la base du pharynx. J'ai attribué un coefficient à chaque aspect successif revêtu par chacun des régénérats depuis la différenciation de l'œil jusqu'à l'acquisition d'une structure stable.

N° de l'individu	Date	Coeff.	N° de l'individu	Date	Coeff.	N° de l'individu	Date	Coeff.	N° de l'individu	Date	Coeff.
1	7-II	50 100	7	12-II 20-II	50 100	12	12-II	100	19	10-II	50
						13		0	20	10-II	100
2	6-II 10-II	25 100	8	10-II 12-II	25 100	14	7-II 10-II	25 50	21		0
3	10-II	resté à 25	9		0	15		0	22	10-II 12-II	50 100
4		0	10	10-II	100	16	12-II	25	23	10-II	100
5		0	11	12-II 17-II	50 100	17		0	24	5-II	100
6	17-II 24-II	0 50				18	12-II 17-II	50 100			

Ce tableau montre clairement l'extrême variabilité des régénérats suivant les individus d'un même lot. J'ai calculé la fréquence de tête à des dates variables à partir du moment où les régénérats formés ont différencié leurs yeux. J'ai ainsi obtenu les nombres suivants :

39/100 le 12-II
52/100 le 17-II
56,6/100 le 26-II.

La fréquence doit donc obligatoirement être donnée à un moment où les régénérats ne sont plus susceptibles d'évoluer. Cependant, à ce stade, la majorité des régénérats ayant présenté un développement anormal ont subi leur régulation. Le nombre donnant la fréquence de tête ne peut pas rendre compte des caractères de la régénération.

C. — En dernier lieu, les conditions expérimentales qui entraînent chez *P. lobata* la production de têtes tératomorphiques entraînent généralement la production d'autres anomalies (têtes asymétriques, têtes doubles, hémihétéromorphoses, hétéromorphoses) en proportions très variables et parfois très élevées. La présence de ces anomalies étant due à des facteurs de natures très différentes ne peut en aucun cas rentrer en ligne de compte dans le calcul de la fréquence de tête et lui retire toute signification chez *P. lobata*.

Cependant, il m'a été impossible d'exclure de mon travail toutes les données statistiques. Dans certaines expériences, j'ai été amenée à dénombrer les cas de fermetures non suivies de régénération.

2) *Etude expérimentale de l'action de la forme des sections sur la détermination des régénérats.* — En suivant jour par jour la régénération, j'ai remarqué que les têtes tératomorphiques résultent toujours de blastèmes anormaux, allongés en direction antéro-postérieure et dont la forme semble directement imposée par celle de la section. Ainsi, ces têtes

ne peuvent prendre naissance que dans les régions moyennes du corps où les sections prennent la forme d'un V ouvert antérieurement, et non dans les régions plus antérieures où les sections demeurent larges.

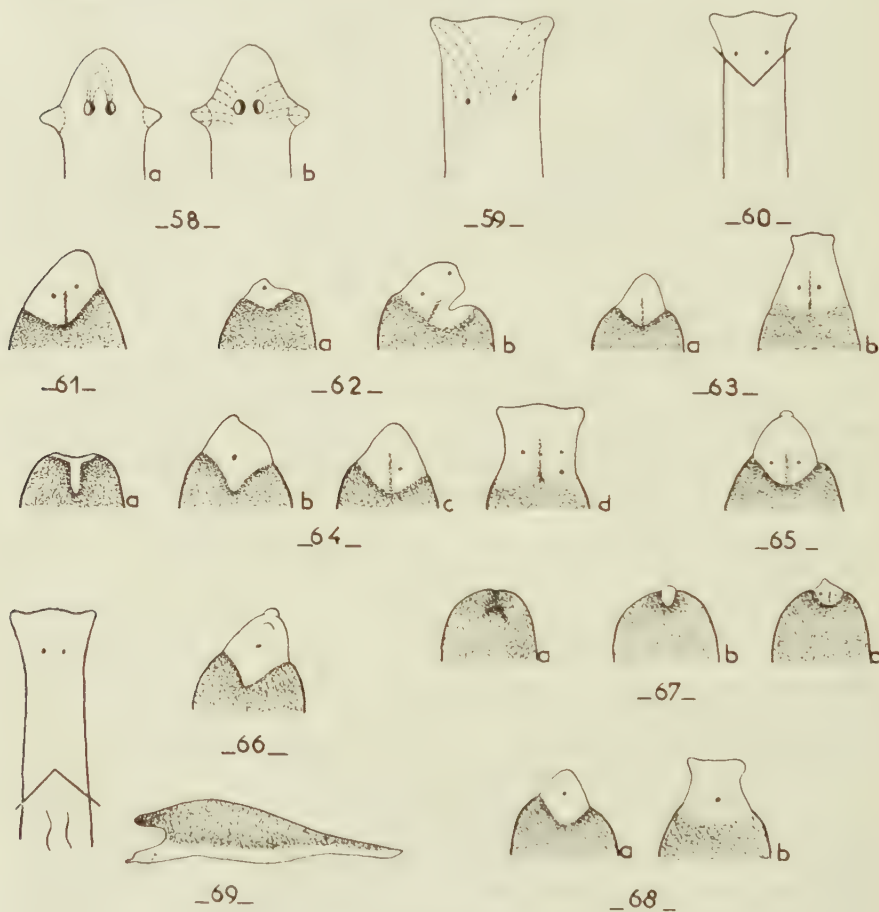


Fig. 58-69.

Fig. 58. — Régions médianes manquantes dans les régénérats « tératophtalmiques » (a) et « tératomorphiques » (b) de *Pl. gonocephala* (imité de CHILD).

Fig. 59. — Même schéma pour *P. lobata*.

Fig. 60-69. — Régénération à partir de sections en V.

On pourrait objecter cependant que la formation des têtes tératomorphiques peut dépendre de facteurs particuliers aux régions moyennes du corps et indépendants de ceux qui conditionnent la contraction musculaire. Pour éliminer toute action possible du niveau, j'ai cherché à obtenir ces anomalies en pratiquant dans les régions les plus antérieures du corps des sections

présentant d'emblée la forme de V caractéristique des sections contractées (fig. 60). J'ai pensé en outre que ce même type de sections, pratiqué dans la région de la base du pharynx, pourrait augmenter le taux de production des têtes tératomorphiques à ce niveau.

A. — *Sections en V dans la région antérieure du corps.* — Des sections en V ont été déjà pratiquées chez les Planaires d'eau douce notamment par MORGAN en 1900. Cet auteur a remarqué qu'une tête peut se former à partir d'un blastème unique logé dans la concavité de la section, mais il ne signale aucune anomalie dans la détermination de cette tête. Si une petite incision est pratiquée dans le fond du V, deux têtes distinctes peuvent se former.

Chez *P. lobata*, la régénération à partir de sections en V aboutit parfois à la formation d'une tête sur chaque moitié de la section, lorsque la cicatrisation a été plus difficile au fond du V. Mais, le plus souvent, il se forme un régénérat unique dont la forme et l'évolution rappellent en tous points ceux d'une tête tératomorphique. Je reproduis ici les résultats d'une expérience où je n'ai obtenu aucune formation double.

Le 5-12-1952, j'ai pratiqué sur 24 Planaires des sections en forme de V dans la région située immédiatement en arrière des yeux.

a) Chez 8 individus, les deux moitiés de la section se sont cicatrisées sans se souder. Le blastème a envahi la concavité de la section et le régénérat possédait une forme *pointue*. Les têtes formées étaient de constitution différentes :

2 têtes pointues redevenues normales à l'apparition des yeux,

2 têtes pointues redevenues normales à l'apparition des auricules,

1 tête pointue redevenue normale après l'apparition de deux auricules et dont l'œil droit était plus rapproché du milieu de la tête. Cette anomalie était très nettement en rapport avec l'inclinaison plus accentuée de la demi-section droite (fig. 61).

3 régénérats asymétriques dont deux ont rapidement redonné des têtes normales. Le troisième s'est différencié en donnant une demi-tête gauche pourvue d'un œil situé contre le bord interne du régénérat. Par la suite est apparu un cæcum, puis l'œil gauche en position normale, l'œil médian ayant été rejeté secondairement en position antérieure (fig. 62),

1 individu est mort avant la différenciation des yeux.

b) Chez 13 autres individus, j'ai observé la soudure des parties médianes de la section. Le blastème est apparu entre les bords soudés de la section et s'étendait de part et d'autre à la façon d'un liséré le long des portions de section libres.

Les régénérats, tous pointus au début de leur formation, ont, par la suite, évolué de manières différentes.

4 régénérats sont redevenus normaux à l'apparition des yeux,

3 têtes encore pointues à la différenciation des yeux sont redevenues normales à l'apparition des auricules,

3 têtes pointues à la différenciation des yeux ont acquis deux auricules plus rapprochées que la normale (fig. 63),

1 tête a d'abord différencié un œil médian, puis s'est élargie par la suite. L'œil a été rejeté à droite du cæcum et deux yeux sont apparus *en avant du premier* (fig. 64),

1 tête était pourvue d'une auricule médiane et d'un œil médian (fig. 66). Leur différenciation s'est produite tardivement (environ 6 jours après ceux des autres régénérats). Il n'y a eu par la suite aucune régulation,

1 animal est mort avant la constitution du blastème.

c) Enfin, chez trois autres individus, les deux moitiés de la section étaient entièrement soudées et le blastème s'est formé entre les deux bords qu'il repoussait au fur et à mesure de son développement.

1 de ces têtes est redevenue normale à l'apparition des yeux.

Les deux autres possédaient deux yeux et une auricule médiane (fig. 65).

Dans diverses expériences de même type, j'ai obtenu d'autres anomalies.

J'ai noté, chez un individu dont les deux moitiés de la section s'étaient soudées, la formation d'une tête d'abord pourvue d'une seule auricule et ayant acquis secondairement un cæcum et deux yeux en position normale. La tête était en outre de dimensions très restreintes (fig. 67).

Chez un autre individu, j'ai observé la formation d'un type de tête que je n'ai pas obtenu à partir de sections transversales. Un œil s'est formé au milieu du régénérat qui s'est ensuite élargi en donnant deux auricules relativement rapprochées l'une de l'autre (fig. 68).

En pratiquant des sections en V dans la région antérieure du corps, j'ai donc pu obtenir tous les types d'anomalies déjà observés sur des sections transversales dans la région de la base du pharynx : têtes redevenant normales à l'apparition des auricules, têtes à auricules rapprochées, têtes à une auricule médiane et deux yeux, têtes à trois yeux, têtes à un œil et une auricule médiane têtes à une auricule se formant tardivement après la soudure des deux moitiés de la section et ne se régularisant que plus tard par l'apparition de deux yeux, régénérats asymétriques présentant des caractères de têtes tératomorphiques. J'ai obtenu enfin un type cyclope à deux auricules rapprochées.

Toutes ces têtes comportaient des invaginations épidermiques *simples*, occupant le milieu de la face ventrale ou dorsale. Dans un cas, l'invagination ramifiée présentait un axe de symétrie remarquable (fig. 54).

La seule différence qui existe entre la régénération à partir de sections en V et à partir de sections transversales, réside dans le fait, que pour les sections en V, la soudure des deux moitiés de la section n'empêche jamais la régénération.

B. — *Sections en V dans la région pharyngienne.* — Afin de voir si des sections en V pratiquées dans la région de la base du pharynx augmentaient le taux de production des anomalies, j'ai comparé la régénération sur des sections en V et sur des sections transversales effectuées dans les mêmes conditions de milieu.

Le taux de fermetures non suivies de régénération a été de 50 o/o pour les sections en V contre 25 o/o sur les témoins à section transversale. Je n'ai obtenu aucune formation normale à l'apparition des auricules, contre 63 o/o chez les témoins. J'ai enfin obtenu une tête avec deux cæcums et quatre yeux dont certains étaient dédoublés (fig. 23).

La forme en V de la section augmente donc considérablement le taux des anomalies. Il est à remarquer que, dans la région de la base du pharynx, la soudure des deux moitiés d'une section en V n'est jamais suivie de régénération, contrairement à ce qu'on observe dans la région antérieure.

C. — *Sections en V renversé dans la région pharyngienne.* — En dernier lieu, j'ai pensé améliorer la régénération de la tête au niveau de la base du pharynx en pratiquant des sections en forme de V renversé à pointe dirigée vers l'avant du corps de l'animal (fig. 69).

L'expérience a été pratiquée le 20-10-1952 sur 24 individus.

Par suite de contractions musculaires beaucoup plus fortes sur la face ventrale, les deux moitiés droite et gauche de la section se sont soudées ventralement. C'est pourquoi dans 20 cas, la régénération a été impossible.

Dans quatre cas seulement, j'ai pu obtenir des régénérats : deux queues hétéromorphiques et deux têtes tératomorphiques à deux yeux et une auricule. Dans ces quatre cas, le régénérat s'est formé ventralement, il était surmonté par les parties anciennes les plus antérieures (fig. 69). Dans ce cas, seules les parties internes antérieures de la section ont pu se souder entre elles. La régénération n'a été possible que sur les bords, d'où le caractère tératomorphique des régénérats.

En conclusion, contrairement aux prévisions, les sections de ce type, en facilitant un rapprochement des deux bords de la plaie, inhibent presque totalement les phénomènes de régénération.

L'ensemble de ces expériences montre de façon évidente que le caractère des régénérats ne dépend pas directement de la forme donnée à la section, mais seulement de la forme que celle-ci affecte au moment de la constitution du blastème et au moment de sa différenciation.

3) **Action de certains agents chimiques sur la structure des régénérats de têtes.** — J'ai montré au cours du Chapitre I que certains agents chimiques sont susceptibles de modifier la forme des sections en agissant sur l'appareil musculaire. Ainsi, le sulfate de strychnine (1 milligramme/litre) produit une contraction générale du corps en direction transversale et, au contraire, un relâchement dans la région avoisinant la section. Le cyanure de potassium, au contraire, provoque une contraction durable et intense de la plaie (fig. 11).

J'ai fait agir à plusieurs reprises ces agents sur des individus sectionnés transversalement au niveau de la base du pharynx. Les témoins sectionnés de façon identique et portés en milieu normal ont présenté un taux de fermeture non suivi de régénération d'environ 25 0/0. Le cyanure a porté ce taux à 55 0/0 tandis que la strychnine l'a abaissé jusqu'à 1 0/0 environ. L'abondance et la variété des anomalies déterminées par l'emploi de ces réactifs ne m'a pas permis d'étudier leur influence sur la production des têtes tératomorphiques.

III. — Discussion.

Chez les Planaires d'eau douce, les têtes tératomorphiques ne s'obtiennent qu'à partir de fragments représentant moins d'un tiers de la longueur du corps. L'interprétation générale formulée par CHILD et ses collaborateurs des anomalies de la régénération céphalique chez les Planaires repose sur la conception d'un gradient axial quantitatif et sur l'hypothèse d'une interaction entre l'intensité du métabolisme du fragment et le métabolisme du blastème. L'influence du niveau de section, celle de la taille du fragment, s'expliqueraient par l'action inhibitrice exercée sur le régénérat par l'élévation du taux de métabolisme des parties anciennes durant les premières heures qui suivent la section. D'après WATANABE (1935), la section postérieure peut être remplacée par la section des cordons nerveux. Le stimulus ainsi créé provoquerait l'inhibition des parties médianes du régénérat. Les agents chimiques qui influencent la fréquence de tête (cyanure, alcool, strychnine, etc.) interviendraient par l'intermédiaire du système nerveux ou modifieraient l'activité du blastème.

Cette hypothèse ne peut être appliquée à *P. lobata*, où les têtes tératomorphiques se forment en grandes proportions sur des fragments sans section postérieure et pouvant dépasser la moitié de la longueur du corps. J'ai montré, en effet, que la formation des anomalies ne dépend ni de la longueur du fragment, ni du niveau, mais uniquement de la forme prise par la section. Les facteurs chimiques interviennent principalement en modifiant cette forme.

Cette interprétation permettrait d'expliquer tous les résultats expérimentaux obtenus par CHILD. Une section postérieure provoque une contraction qui peut s'ajouter à celle de la région antérieure si le fragment ainsi délimité est court. De même, les anesthésiques inhibent les contractions et provoquent l'augmentation de la fréquence de tête. L'état de nutrition et l'âge de l'animal peuvent modifier l'intensité de la contraction et, par là, les caractères du régénérat.

En conclusion, l'influence du niveau de la section et d'autres facteurs sur la production des têtes tératomorphiques n'est pas liée à l'existence d'un gradient métabolique quantitatif comme l'admet l'école de CHILD. *Les anomalies sont déterminées par les conditions de cicatrisation qui sont elles-mêmes influencées par la répartition des éléments musculaires suivant un gradient anatomique.*

1. **Mécanismes de détermination des têtes tératomorphiques.** — Lorsqu'une soudure complète s'effectue entre les deux moitiés droite et gauche d'une section contractée, il n'y a généralement pas de régénération. Les niveaux de l'une des moitiés du système d'intégration transversal viennent se souder aux niveaux correspondants de l'autre moitié du système. Par exemple, les niveaux 1, 2, 3, 4, du côté gauche viendront se mettre en rapport respectivement avec les niveaux 1, 2, 3, 4, du côté droit (fig. 70). L'opposition ainsi réalisée entre les deux moitiés droite et gauche du système antéro-postérieur rappelle celle qui existe chez les morceaux ayant régénéré une queue hétéromorphique (cf. Chap. IV). Dans ce dernier cas, une régénération céphalique peut se produire si la section d'origine intéresse la région antérieure du corps. D'autre part, les sections en V faites dans la région antérieure du corps régénèrent toujours, tandis que les sections en V faites dans la région de la base du pharynx donnent un pourcentage remarquablement élevé de fermetures sans régénération. L'absence presque constante de régénération dans les sections soudées au niveau de la base du pharynx n'est donc pas due exclusivement à la soudure, mais surtout aux conditions particulières de niveau.

Lorsque les deux moitiés de la section ne se ressoudent pas, tous les niveaux (0 à 4) du système d'intégration transversal, demeurant perpendiculaires à la section, sont déviés de leur direction normale par la contraction et tendent à converger dans le régénérat (fig. 71, a). Seuls, les niveaux les plus externes (4) disposent d'une étendue suffisante pour leur différenciation, ce qui explique la présence constante de l'auricule, même dans les types les plus dégradés.

Par contre, les niveaux correspondant aux parties médianes de la tête

ne peuvent être mis en place faute d'une quantité suffisante de matériel. Ainsi s'explique l'absence de différenciation des régions antérieures médianes de la tête, au moins au début de la régénération.

Lorsque les deux régions droite et gauche de l'animal se trouvent rapprochées par la contraction et que le matériel de régénération est insuffisant pour la mise en place de deux organes symétriques, les ébauches de ces deux

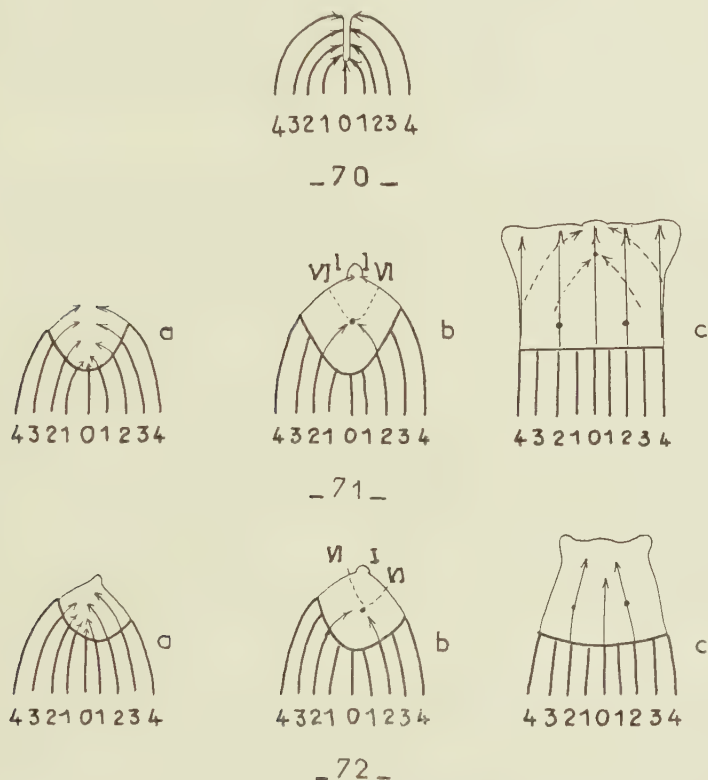


Fig. 70-72. — Représentation schématique des processus de détermination et de régulation des têtes tératomorphiques.

parties se fusionnent en une ébauche unique, par un processus commun en tératologie, et fournissent un organe impair. Lorsque les régions rapprochées ne sont pas exactement de même spécification, au moins dans l'un des deux systèmes, on peut obtenir un organe unique qui appartient en réalité à l'une seulement des deux moitiés du corps.

Par exemple, lorsque la section est peu contractée, les niveaux 2 droit et gauche ne sont pas concourants dans le régénérat et il se forme deux yeux distincts. Lorsque ces niveaux sont concourants au niveau longitudinal VI, on obtient un œil médian résultant de la soudure de deux yeux droit et gauche (fig. 71, b). Lorsque la contraction est asymétrique, l'un des deux

yeux se forme avant l'autre sur la ligne médiane (fig. 72, *b*). Enfin, lorsque ces deux niveaux sont concourants en arrière du niveau VI, les yeux ne pourront être différenciés qu'après régulation.

Les différents types de détermination des auricules peuvent s'interpréter de façon analogue. Toutefois, quelle que soit l'intensité de la contraction, la place est suffisante dans le blastème pour que soit différenciée au moins une auricule.

Dans les sections en V, les niveaux anciens ne sont pas perpendiculaires aux branches de la section. Mais, la croissance régénératrice tendant à se produire perpendiculairement à celle-ci (règle de BARFURTH), il en résulte une opposition entre les deux aires de détermination droite et gauche, comme sur les sections transversales contractées.

Ainsi, dans l'édification des têtes tératomorphiques, les mécanismes autorégulateurs des deux systèmes de régulation demeurent absolument normaux. Mais, les déformations entraînées par les contractions musculaires ou la forme donnée à la section, en modifiant l'orientation des niveaux du système transversal soit dans la souche et le régénérat (sections contractées) soit dans le régénérat seulement (sections en V), rendent impossible la différenciation des parties distales des niveaux internes.

2) *Phénomènes de régulation dans les têtes tératomorphiques.* --

La régulation secondaire des têtes tératomorphiques, qu'elle se produise avant ou après la différenciation des yeux ou des auricules, est liée, dans tous les cas, à l'élargissement du régénérat. Elle résulte donc de l'action régulatrice du système d'intégration transversal. Elle se traduit par un remaniement de la morphologie du régénérat normal : c'est une *morphallaxie régulatrice*.

Cette morphallaxie peut consister en l'apparition d'organes nouveaux qui se juxtaposent aux organes déjà différenciés. Ainsi, une tête ne possédant qu'un œil et qu'une auricule déterminée par l'une des moitiés du corps peut se compléter par un élargissement accompagné de la formation des organes symétriques : c'est une *morphallaxie régulatrice par juxtaposition* (fig. 72, *c*).

Mais, dans d'autres cas, les organes nouveaux édifiés par morphallaxie régulatrice se superposent aux organes préalablement déterminés sans les compléter. Par exemple, lorsqu'un œil ou une auricule uniques résultent de la fusion de deux ébauches, la dissociation de ces deux éléments n'est plus possible. La régulation de l'anomalie, lorsqu'elle a lieu, comporte une détermination nouvelle produisant un second système nerveux situé en arrière du premier : c'est une *morphallaxie régulatrice par superposition* (fig. 71, *c*).

Dans ce type de morphallaxie, la nouvelle détermination dirigée par les parties anciennées du fragment ne peut se concevoir que s'il existe entre celles-ci et le régénérat anormal une région qui s'élargit au fur et à mesure que la souche se décontracte et où les propriétés de niveau ne sont pas encore stabilisées. La propagation basipète de la différenciation antéro-postérieure dans le régénérat rend compte de l'existence de cette zone. Ainsi, le processus initial de la morphallaxie régulatrice par superposition serait comparable

à une *épimorphose* utilisant la région proximale du régénérat à la façon d'un blastème. Par la suite, la partie distale du régénérat subit elle-même une induction imposée par la partie proximale et aboutissant à un élargissement accompagné de la mise en place de deux auricules normales. Ajoutons que ces phénomènes de *déterminations successives superposées* interviennent vraisemblablement dans la production des têtes à yeux multiples, formés successivement et de façon désordonnée, qu'on obtient parfois, notamment sous l'action de la strychnine.

Notons enfin que les deux modes de morphallaxie peuvent coexister dans un même régénérat, si un seul des organes impairs (œil ou auricule) provient de la soudure de deux homotypes.

3) *Interprétation des invaginations épidermiques.* — La formation du nouvel épiderme, guidée par la pellicule anhiste cicatricielle, s'effectue sur la surface de mésenchyme qui est en contact avec le milieu extérieur. Cet épiderme occupe ultérieurement la partie apicale du blastème, puis du régénérat. Le nouvel épiderme en voie d'édification doit, d'autre part, se raccorder à l'épiderme ancien qui, recouvrant le mésenchyme sous-jacent contracté, est lui-même irrégulièrement plissé. Au niveau de ce raccord, des plissements se constituent nécessairement dans l'épiderme néoformé. Les invaginations qui en résultent sont localisées immédiatement en arrière de l'extrémité apicale du blastème où l'épiderme est normal. Dans les têtes tératomorphiques, elles se retrouvent dans la région préoculaire. La présence d'un épiderme normal en arrière de cette région est liée à l'accroissement en largeur du régénérat, accompagné de la décontraction des tissus au niveau de la section de départ.

Ainsi, au début de sa formation, l'épiderme échappe à l'influence déterminante qui s'exerce sur le blastème. A ce stade, il se comporte de façon indépendante en jouant simplement le rôle de revêtement.

4) *Nature des systèmes autorégulateurs.* — L'anatomie des têtes tératomorphiques dépend étroitement de la forme et de l'étendue des blastèmes provenant des néoblastes du mésenchyme. Ainsi, le nombre et l'emplacement des ganglions nerveux, des yeux et des auricules, la présence ou l'absence du cæcum intestinal sont déterminées par le fonctionnement d'un champ morphogénétique, résultant de l'interférence des deux systèmes, antéro-postérieur et transversal, dont le substratum est mésenchymateux.

La différenciation des yeux résulte vraisemblablement d'une induction exercée sur le mésenchyme par les ganglions nerveux préalablement différenciés, comme chez *Polycelis* étudiée par LENDER (1952). Quant aux auricules, il est possible qu'elles soient également induites par le système nerveux, mais dans l'épiderme.

Dans la portion de champ mésodermique rétablie dans le régénérat, les éléments nerveux (ganglions, yeux, auricules) sont différenciés histologiquement de façon irréversible. Si le régénérat subit une nouvelle influence déterminante, ses organes échappent à l'influence du nouveau champ qui se superpose au premier. Celui-ci détermine de nouveaux organes nerveux à partir

des éléments mésenchymateux, puis de nouveaux organes sensoriels par induction. Mais le remaniement mésodermique n'est possible que durant un certain délai suivant la section.

Quant à l'épiderme, d'abord formé comme un simple revêtement indépendant de la structure interne du régénérat, il ne joue qu'un rôle passif dans la détermination. Plus tard, il subirait en certains points l'influence inductrice du système nerveux. La résorption des parties épidermiques invaginées est vraisemblablement due aussi à une influence émanant du mésenchyme.

IV. — Résumé.

1° Sur des sections au niveau de la base du pharynx, qui présentent, par suite de contractions musculaires, la forme d'un V ouvert en avant, les deux aires de détermination droite et gauche du régénérat sont convergentes. Il en résulte une inhibition de l'auto-régulation qui peut être limitée aux régions médianes distales de la tête régénérée (têtes tératomorphiques) ou totale lorsque les deux moitiés de la section se soudent entre elles. Les têtes tératomorphiques forment une série correspondant aux divers degrés de contraction de la section de départ. L'interprétation proposée par CHILD des anomalies analogues présentées par les Planaires d'eau douce peut être rejetée.

2° Les types tératomorphiques peuvent être également obtenus en donnant d'emblée la forme d'un V à des sections pratiquées aux niveaux antérieurs du corps qui n'en fournissent pas normalement. La strychnine, qui décontracte les sections, diminue la fréquence des fermetures non suivies de régénération. Le cyanure, qui favorise les contractions durables, l'augmente.

3° Si les yeux et auricules impairs des têtes tératomorphiques sont déterminés par une moitié du corps seulement, les têtes peuvent redevenir normales par un élargissement suivi de l'apparition des organes symétriques (morphallaxie régulatrice par juxtaposition). Si les organes impairs représentent la fusion de deux homotypes, la régulation n'est possible que grâce à une deuxième détermination superposée à la première, qui doit s'effectuer dans des délais très brefs (morphallaxie régulatrice par superposition).

4° L'existence de replis dans l'épiderme ancien au niveau de son raccord avec l'épiderme cicatriciel provoque des invaginations épidermiques, qui se retrouvent en avant des yeux dans les têtes tératomorphiques. L'étude de ces anomalies montre que la détermination des organes nerveux est due au fonctionnement d'un champ mésodermique. L'épiderme ne possède aucune influence déterminante.

CHAPITRE IV

LES HÉTÉROMORPHOSES

Sous le nom d'hétéromorphoses, LOEB (1891) a désigné tous les régénérats anormaux qui ne reproduisent pas les parties du corps excisées. MORGAN en 1904 a donné à ce terme un sens plus précis en l'appliquant aux seuls régénérats dont la polarité est inversée par rapport à celle de la souche.

Chez les Planaires, ce phénomène se traduit par l'apparition d'une tête sur une section postérieure (*hétéromorphose de tête*) ou d'une queue sur une

section antérieure (*hétéromorphose de queue*). Chez les Planaires d'eau douce, on a souvent décrit la formation de têtes hétéromorphiques à partir de fragments courts. Chez les Planaires marines, la formation de l'hétéromorphose de tête est assez rare mais on obtient, souvent en proportions assez élevées, des queues hétéromorphiques. STEIMANN (1908) puis LUS ont déjà montré le caractère obligatoire de la formation des queues hétéromorphiques dans la région postérieure du corps. Chez *P. lobata*, le taux de production et la structure des régénérats hétéromorphiques dépend essentiellement du facteur niveau qui servira de base à la classification de ces anomalies.

I. — Description des anomalies.

1) *Têtes hétéromorphiques.*

Les sections pratiquées immédiatement en arrière des yeux produisent obligatoirement des têtes hétéromorphiques. Sur des sections de plus en plus



Fig. 73-78. — Têtes hétéromorphiques.

éloignées des yeux, on obtient un pourcentage de régénérats normaux de plus en plus grand. A partir d'un niveau qui peut être approximativement

matérialisé par celui des ovaires, l'hétéromorphose de tête ne devient possible que dans des conditions expérimentales particulières.

A. — *Sections avoisinant la région des yeux.* — Dans la majorité des cas, les têtes hétéromorphiques différencient successivement un cæcum médian, deux ganglions cérébroïdes, deux yeux et deux auricules selon la chronologie normale d'une tête directe au même niveau (fig. 73) ; la tête hétéromorphique tend à se déplacer en sens inverse de la souche. Au début de la régénération, c'est la tête directe qui l'emporte. Plus tard, les deux tendances opposées s'équilibrent et l'individu demeure immobile.

Il arrive fréquemment que les ganglions cérébroïdes ne soient pas reproduits dans le régénérat hétéromorphique (fig. 74), dont les yeux et les auricules semblent alors rattachés aux ganglions de la souche.

Dans d'autres cas, la tête hétéromorphique acquiert seulement deux yeux, différenciés au niveau de la première paire de cæcums intestinaux demeurés dans la souche (fig. 75). Il ne se forme ni ganglions cérébroïdes, ni auricules ; cependant, la tête semble individualisée et freine les déplacements du fragment. Ces têtes incomplètes se forment généralement à partir de sections très rapprochées des yeux.

Notons que les têtes hétéromorphiques peuvent présenter les mêmes anomalies de développement que les têtes de polarité normale. J'ai pu observer exceptionnellement la formation de têtes à développement tératomorphique qui s'élargissent rapidement. J'ai obtenu également la formation de têtes hétéromorphiques asymétriques (fig. 76).

B. — *Sections dans la région prépharyngienne.* — En arrière d'une limite se situant approximativement au niveau des ovaires, l'hétéromorphose de tête devient impossible dans les conditions normales. J'ai pu l'obtenir exceptionnellement à partir de fragments de la région prépharyngienne isolés par deux sections transversales très rapprochées (fig. 77) et mis à régénérer dans la strychnine (2 cas) ou en milieu hypertonique (un cas où les deux régénérats étaient asymétriques (fig. 78).

2) *Queues hétéromorphiques.*

Toutes les sections intéressant les régions postérieures à la base du pharynx peuvent fournir des queues hétéromorphiques dans les conditions normales. En avant de ce niveau, l'hétéromorphose ne peut se manifester que dans des conditions particulières de sectionnement ou de milieu. La structure des régénérats varie en fonction du niveau d'origine.

A) *Région post-pharyngienne.* — Dans toute l'étendue de la région post-pharyngienne, la reconstitution des parties antérieures excisées est impossible dans n'importe quelles conditions de milieu. Dans 80 o/o des cas, il n'y a aucune régénération, soit que les bords de la section se soudent complètement, soit que les processus morphogénétiques s'arrêtent après une cicatrisation normale. Lorsque la régénération se produit (env. 20 o/o des cas), elle aboutit toujours à la formation de régénérats de queues hétéromorphiques, dont l'étendue et la structure sont en tous points identiques à celles du fragment qui leur a donné naissance (fig. 79). Le régénérat, symétrique de

la souche par rapport à la surface de section, semble représenter son image réfléchie dans un miroir (*Spiegelbild* de Lvs).

B) *Région pharyngienne postérieure.* — Les sections qui intéressent la moitié postérieure de la région pharyngienne ne peuvent engendrer des régénérats normaux, mais seulement des queues hétéromorphiques dépourvues de pharynx. Dans ce cas, le régénérat ne reproduit pas entièrement les parties anciennes et demeure toujours moins développé que celles-ci en direction antéro-postérieure (fig. 80).

C) *Région pharyngienne antérieure.* — Dans la moitié antérieure de la région pharyngienne, la régénération de la tête devient possible. Elle s'accompagne toujours de la reconstitution du pharynx. Mais, dans certains cas, il se forme un régénérat, plus large qu'un régénérat céphalique normal, qui, déterminé en queue hétéromorphique, différencie deux cæcums intestinaux parallèles. Comme dans le cas précédent, le régénérat hétéromorphique ne différencie pas tous les niveaux présents dans la souche, mais uniquement les niveaux correspondant à la région post-pharyngienne. D'autre part, le pharynx n'est jamais reconstitué. L'hétéromorphose présente donc, dans cette région, les mêmes caractères que dans la région précédente ; mais il existe, en outre, une possibilité de régénération normale qui faisait défaut dans celle-ci.

D) *Région de la base du pharynx.* — Les sections pratiquées dans la base du pharynx fournissent en proportions très variables des régénérats de queue hétéromorphique qui évoluent de façon très particulière. L'anomalie débute par la formation d'un régénérat exceptionnellement large. En même temps que la différenciation de deux cæcums caractéristiques d'un régénérat de queue, il apparaît, à la limite des parties anciennes et des parties nouvelles, une plage translucide qui rappelle l'ébauche du pharynx (fig. 81, a). Cette formation, dont je n'ai pu contrôler la structure histologique, disparaît complètement dans un délai de quatre à cinq jours. La queue hétéromorphique ressemble secondairement aux queues hétéromorphiques régénérées à des niveaux plus postérieurs (fig. 81, b).

E) *Région prépharyngienne.* — En avant de la base du pharynx, l'hétéromorphose ne devient possible que dans des conditions particulières de milieu et de sectionnement. Les régénérats hétéromorphiques obtenus différencient toujours définitivement un pharynx fonctionnel. Celui-ci se forme par morphallaxie, comme dans les régénérats de queue normaux, à la limite des parties anciennes et des parties nouvellement régénérées.

Le développement d'une queue hétéromorphique avec pharynx est parfois suivi de la formation d'une ou deux têtes supplémentaires à caractère tératomorphique transitoire ou durable, qui s'accroissent transversalement de part et d'autre du régénérat de queue, au niveau de la section de départ.

a) Dans les conditions normales, j'ai pu obtenir la formation de queues hétéromorphiques avec pharynx à partir de fragments courts limités par deux sections transversales et prélevés dans la région prépharyngienne. La queue a évolué de la même manière que la queue postérieure et semblait son image réfléchie dans un miroir (fig. 82). L'apparition d'une tête supplémentaire tératomorphique secondaire est possible (fig. 83). Il est important de noter

que ces hétéromorphoses sont très rares. Sur 250 morceaux identiques ayant régénéré dans ces conditions, deux individus ont présenté cette anomalie, un seul ayant produit une tête tardive supplémentaire.

b) L'hétéromorphose de queue à partir de morceaux longs limités par une seule section antérieure intéressant la région prépharyngienne ne peut être obtenue que dans des conditions de milieu particulières. Dans tous les cas, la régénération s'effectue comme précédemment. Chez certains individus, l'apparition d'une queue hétéromorphique avec pharynx ne s'accompagne



Fig. 79-86. — Queues hétéromorphiques.

pas de la formation de têtes supplémentaires (fig. 84). Le plus généralement, il apparaît une seule tête, tératomorphique au moins pendant la durée de son développement, située soit à droite, soit à gauche.

Je n'ai obtenu la formation secondaire de deux têtes supplémentaires que chez un seul individu (fig. 86) dont la régénération avait été inhibée pendant un mois en milieu hypertonique à basse température, puis rendue possible par retour aux conditions de milieu ordinaires. L'une des deux têtes est devenue rapidement normale après avoir présenté un développement tératomorphique. Elle n'a pas différencié de cæcum particulier. L'autre tête, plus tardive encore, n'a différencié qu'un œil et une auricule.

Un cas particulier m'a été fourni par un individu sectionné à l'aide d'un scalpel relié à une borne d'un transformateur (6 V alternatif) tandis que l'autre borne était reliée à une aiguille en contact avec l'extrémité postérieure de l'animal. Après formation d'une queue hétéromorphique est apparue une tête supplémentaire anormale représentant la moitié d'une tête téatomorphique située du côté de la souche et pourvue d'un seul œil et d'une auricule (fig. 85). L'autre moitié, située du côté du régénérat, était réduite à une simple membrane tendue entre l'auricule et la paroi du corps.

3) *Influence du niveau sur l'hétéromorphose.*

L'étude systématique de la régénération à différents niveaux m'a montré que le corps de *P. lobata* peut être divisé en un certain nombre de parties distinctes caractérisées par la fréquence de l'inversion de polarité et les caractères des régénérats hétéromorphiques (régions *R I-R II-R III*, fig. 87).

1) Les sections qui intéressent la région située immédiatement en arrière des yeux (partie postérieure de *R I*) fournissent obligatoirement des têtes hétéromorphiques.

Dans la région pharyngienne postérieure (*R III*, 6) et la région post-pharyngienne (*R III*, 7), l'hétéromorphose de queue est obligatoire à partir de sections antérieures.

Dans toute l'étendue de la région pharyngienne antérieure et prépharyngienne (*R II*), la régénération polaire normale est la règle à partir des sections antérieures et postérieures, mais l'inversion de polarité peut s'effectuer accidentellement dans les deux directions.

La région *II* présente deux zones extrêmes transitoires (*R II*, 1 et *R II*, 4-5) dont les compétences morphogénétiques s'apparentent à celles des régions adjacentes. Dans la zone transitoire antérieure (1), l'hétéromorphose de tête est possible et fréquente dans les conditions de milieu normales et pour des fragments limités par une seule section transversale postérieure. Dans la zone de transition postérieure (4-5), comprise entre la base et la partie médiane du pharynx, l'hétéromorphose de queue est possible et fréquente dans les conditions normales et à partir de fragments limités par une seule section transversale antérieure.

Dans la zone moyenne de la région *R II*, l'hétéromorphose de tête et celle de queue ne peuvent être obtenues que dans des conditions de milieu particulières ou dans des fragments courts limités par deux sections transversales rapprochées. L'hétéromorphose de tête s'obtient plus fréquemment dans la portion antérieure de cette zone (2), l'hétéromorphose de queue dans la partie postérieure (3).

En résumé, la production de l'hétéromorphose de tête, obligatoire aux niveaux les plus antérieurs, diminue de l'avant vers l'arrière, tandis que la production des queues hétéromorphiques augmente dans cette direction et devient obligatoire dans les parties postérieures du corps.

2) Les caractères des régénérats hétéromorphiques varient eux aussi en fonction du niveau de la section d'origine. Les têtes hétéromorphiques complètes qui différencient une paire de ganglions cérébroïdes propres s'obtiennent

obligatoirement dans les zones transitoires I et 2. Dans la partie postérieure de R I, les têtes sont souvent incomplètes.

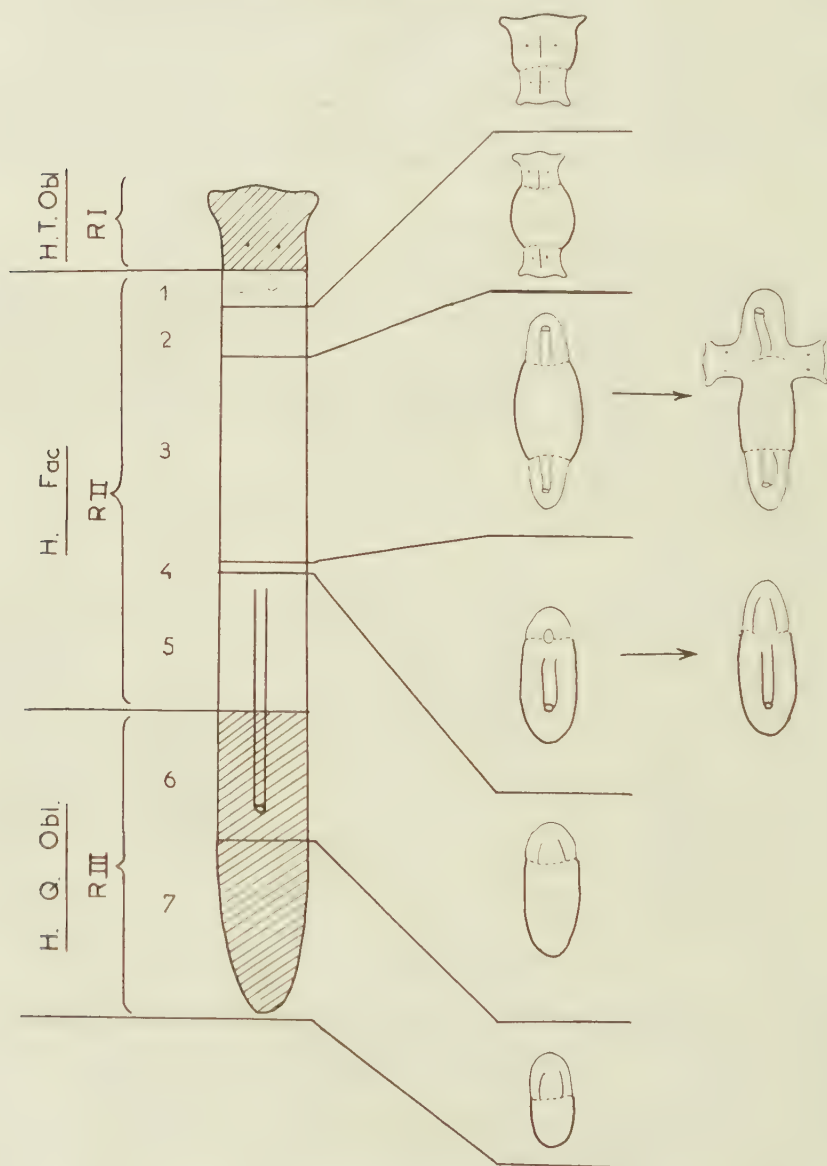


Fig. 87. — Caractères des régénérats hétéromorphiques en fonction du niveau.

De même, la structure des queues hétéromorphiques varie en fonction du niveau de la section. En arrière de la base du pharynx, le régénérat de queue

hétéromorphique ne peut acquérir que les parties morphologiquement postérieures à la bouche, les seules formées par épimorphose, et la région pharyngienne n'est pas différenciée. Au niveau de la base du pharynx (R II, 4), les phénomènes de morphallaxie qui devraient aboutir à la formation de la région pharyngienne sont amorcés, selon un processus identique à celui des régénérats de queue directs, mais ils ne peuvent s'achever, en raison de la présence du pharynx de la souche et peut-être du manque de matériel disponible.

Dans la région prépharyngienne seulement, le régénérat de queue hétéromorphique trouve une place suffisante pour l'édification par morphallaxie d'une région pharyngienne normale. L'acquisition d'une structure complète par le régénérat de queue hétéromorphique permet la formation de têtes supplémentaires qui apparaissent au niveau de la section et s'accroissent transversalement. C'est pourquoi ces phénomènes morphogénétiques tardifs ne peuvent se manifester que si la section de départ intéresse la région prépharyngienne.

Ainsi, les régénérats hétéromorphiques ne représentent généralement que la portion produite par épimorphose dans un régénérat direct, c'est-à-dire l'équivalent de la région R I pour une tête hétéromorphique et de la région post-pharyngienne pour les queues hétéromorphiques. C'est pourquoi les sections pratiquées dans les régions extrêmes du corps produisent des hétéromorphoses « en miroir » présentant un plan de symétrie transversal. Dans les autres cas, le régénérat comporte moins de niveaux du système antéro-postérieur que le fragment souche. Seuls, les régénérats de queues hétéromorphiques issus de sections prépharyngiennes, qui se complètent par morphallaxie, finissent par présenter une étendue égale à celle de la souche. Il y a réellement dans ce cas hétéromorphose en miroir. Enfin, sur des fragments limités par deux sections, le régénérat hétéromorphique évolue de la même manière et à la même vitesse que le régénérat direct sur l'autre section. Cependant, les tissus anciens gardent leur organisation primitive et l'individu régénéré ne présente pas de plan de symétrie transversal. Dans ce cas, l'hétéromorphose en miroir n'est qu'une apparence.

En résumé, la structure des régénérats hétéromorphiques ne dépend ni de l'étendue du fragment, ni de la présence d'un régénérat sur une section postérieure. *Elle dépend exclusivement du niveau de la section d'origine.*

II. — Facteurs influençant l'hétéromorphose.

Dans toutes mes expériences, la fréquence des hétéromorphoses a été extrêmement variable suivant les lots d'individus.

Cependant, il existe une région du corps (R II, 3) où l'hétéromorphose de tête et l'hétéromorphose de queue ne sont jamais obtenues dans des conditions de milieu normales et dans des fragments limités par une seule section. Seule, une hétéromorphose obtenue dans cette région pourra donc être attribuée de façon indubitable à l'action du facteur expérimenté.

Deux sortes de facteurs peuvent influencer la production des formations hétéromorphiques : la longueur du fragment et les conditions de milieu.

1) *Hétéromorphose de tête.* — Les morceaux prélevés dans la région prépharyngienne ne fournissent jamais de têtes hétéromorphiques dans les conditions normales. J'ai obtenu deux cas de têtes hétéromorphiques dans une expérience portant sur 25 individus mis à régénérer dans la strychnine (1 mg par litre) et un autre cas unique dans une expérience en milieu hypertonique (15 g ClNa/litre). La rareté des cas obtenus ne permet pas de décider si ces deux agents sont responsables de l'hétéromorphose de tête ou si la longueur du fragment est intervenue.

2) *Hétéromorphose de queue.* — Dans la région postérieure R III, où l'hétéromorphose de queue est la règle, tous les agents chimiques employés influencent seulement la proportion de régénérats hétéromorphiques par rapport aux fragments qui se bornent à cicatriser. Ainsi, le sulfate de strychnine a porté la fréquence des régénérats à 64 0/0 tandis qu'elle oscille généralement aux environs de 20 0/0. Mais il s'agit d'une action sur les processus de cicatrisation (chap. I et III) et non d'une action spécifique sur le caractère hétéromorphique des régénérats.

A) *Influence de la longueur du fragment.* — Dans la région R II, 3, j'ai obtenu 2 cas d'hétéromorphose de queue à partir de fragments courts limités par deux sections transversales rapprochées. L'un de ces fragments a régénéré en milieu normal. L'autre avait été prélevé chez un individu ayant séjourné un mois en milieu hypertonique à basse température. Je ne pense pas que ces conditions aient pu favoriser l'inversion de polarité car tous les individus du même lot ont régénéré normalement. Malgré la rareté des cas obtenus, il est permis de conclure que la faible longueur du fragment favorise l'hétéromorphose.

B) *Influence du sulfate de strychnine.* — Des expériences effectuées à plusieurs reprises m'ont permis de constater que le sulfate de strychnine favorise la production de l'hétéromorphose de queue.

Dans une expérience effectuée le 2-8-1955, j'ai sectionné 50 Planaires un peu en avant de la base du pharynx. 25 ont été portées en milieu normal, 25 dans la strychnine (1 milligramme par litre). Dans le premier lot, il y avait deux queues hétéromorphiques sans pharynx, dans le deuxième deux queues hétéromorphiques sans pharynx et trois queues hétéromorphiques avec pharynx.

L'obtention, dans cette expérience, de queues hétéromorphiques avec pharynx à partir de sections intéressant la région R III ne peut être imputée qu'à l'action de la strychnine. Remarquons que ce corps semble favoriser parallèlement l'hétéromorphose de tête. La strychnine aurait donc une action spécifique sur l'inversion de polarité.

Cette action est toujours positive, mais se manifeste cependant de façon variable suivant les lots d'individus expérimentés.

Je prendrai pour exemple deux expériences de même type pratiquées à deux époques différentes. Dans les deux cas, les vers ont été sectionnés en quatre fragments A, B, C, D et portés après section dans la strychnine.

La première, effectuée le 13-5-1952, m'a fourni, dans les morceaux B, 2 cas d'hétéromorphose de tête et, dans les morceaux C, 7 queues hétéromorphiques avec pharynx suivies de l'apparition d'une tête supplémentaire et 5 queues hétéromorphiques sans pharynx. 10 témoins sectionnés de la même manière ayant régénéré dans des conditions normales n'ont fourni dans les fragments B et C aucun cas d'hétéromorphose.

La deuxième, effectuée le 3-6-1952 dans les mêmes conditions, ne m'a donné aucune hétéromorphose dans les morceaux B et seulement 7 hétéromorphoses de queue sans pharynx dans les morceaux C.

3) *Influence de l'inhibition de la régénération en milieu hyperotonique à basse température.* — La régénération de *P. lobata* peut être bloquée par l'action du milieu hypertonique à une température toujours inférieure à 13°. Par retour à des conditions de milieu normales, et au bout d'un mois environ, la régénération devient possible, mais s'effectue souvent de façon anormale. Dans chaque expérience de ce type, j'ai obtenu un certain nombre de queues hétéromorphiques avec pharynx à partir de la section antérieure, prépharyngienne, de morceaux longs.

Expérience du 3-1-1952 : sur 20 individus inhibés de cette manière et remis en milieu normal, j'ai obtenu une hétéromorphose de queue avec pharynx et formation de deux têtes supplémentaires secondaires, sur 20 individus remis en milieu hypertonique à température normale, une hétéromorphose sans régénérat supplémentaire.

Expérience du 14-2-1955 : après retour à des conditions normales, sur 18 individus, j'ai obtenu 2 queues hétéromorphiques. L'une d'elles a vécu assez longtemps pour montrer le développement d'une tête secondaire.

Expérience du 27-7-1955 : sur 20 individus, j'ai obtenu deux queues hétéromorphiques, dont une avec une tête supplémentaire.

4) *Influence du milieu hypertonique.* — En milieu hypertonique, j'ai toujours observé la production de l'hétéromorphose dans les régions extrêmes R I et R III, où elle est la règle dans les conditions normales.

Mais je n'ai jamais observé d'hétéromorphose de queue à partir de morceaux longs intéressant la région R II. J'ai obtenu seulement quelques hétéromorphoses de queue sans pharynx dans des fragments courts de la région pharyngienne — ce qui se produit très fréquemment en milieu normal — et une hétéromorphose de tête à partir d'un morceau court de la région prépharyngienne. Le milieu hypertonique tend donc à inhiber la production de l'hétéromorphose dans les fragments longs.

III. — Discussion.

1) *Constitution des régénérats hétéromorphiques et développement des organes supplémentaires secondaires.* — Les régénérats hétéromorphiques sont constitués par un certain nombre de niveaux du système antéro-postérieur déjà représentés dans la souche, mais intégrés selon une séquence inverse de celle de la souche. Il y a inversion de la polarité dans le régénérat.

Le nouvel individu est constitué par deux portions de système antéro-postérieur opposées au niveau de la section d'origine (fig. 88, a). Dans le

cas des hétéromorphoses « en miroir », ces deux portions de système sont en outre symétriques par rapport au plan de section. L'arrêt des phénomènes morphogénétiques qui suit généralement l'apparition d'un régénérat hétéromorphique pourrait conduire à imaginer que le fragment acquis une structure définitivement stable. La formation des têtes supplémentaires secondaires sur les queues hétéromorphiques de *P. lobata*, de même que l'apparition de pharynx ou de queues supplémentaires sur des hétéromorphoses de tête chez les Planaires d'eau douce, montre qu'il n'en est rien : les deux portions

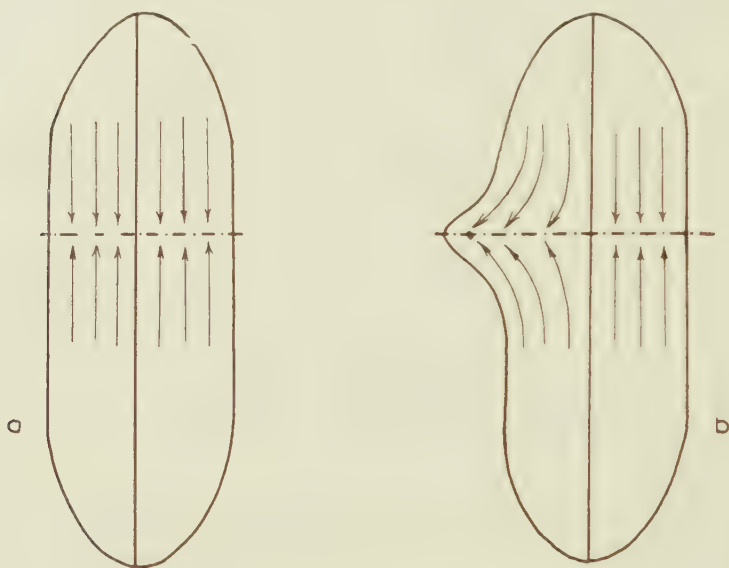


Fig. 88. — Représentation schématique des mécanismes de régulation secondaire des régénérats hétéromorphiques.

de système antéro-postérieur de la souche et du régénérat hétéromorphique ne sont pas intégrées entre elles.

L'existence de ces systèmes incomplets et opposés explique les caractères des formations supplémentaires secondaires. Dans les queues hétéromorphiques avec pharynx, chaque niveau transversal du régénérat hétéromorphique produit par autorégulation une portion de tête, tandis que le niveau homologue de la souche produit une portion symétrique. Ces deux portions de tête s'unissent pour former un régénérat unique et symétrique (fig. 88, b). Cette conception est confirmée par le cas de la figure 85 où est apparue seulement une demi-tête du côté de la souche. La disposition relative, angulaire, des niveaux de la souche et des niveaux du régénérat hétéromorphique étant la même que dans un régénérat tératomorphique (chapitre III), la tête formée est obligatoirement tératomorphique et ne devient secondairement normale que dans certains cas exceptionnels. Notons que ces têtes n'ont pas pour base de départ une section et qu'elles se forment sans entraîner de rema

niement dans les parties qui les déterminent : elles sont édifiées par épimorphose régulatrice.

Chez *P. lobata*, les régénérats de têtes tératomorphiques n'ont jamais présenté de phénomènes morphogénétiques tardifs. Chez les Planaires d'eau douce, par contre, on a observé l'édification de queues par épimorphose régulatrice ou de deux pharynx opposés par morphallaxie de la souche.

Ainsi, un régénérat hétéromorphique, qui réalise en quelque sorte une duplicature du système antéro-postérieur de la souche, se comporte comme le germe d'une individualité nouvelle qui demeure greffée sur la première.

2) *Variations de la structure des queues hétéromorphiques en fonction du niveau.* — L'influence du niveau de la section sur la structure des régénérats hétéromorphiques pourrait s'expliquer en admettant qu'un régénérat de polarité inversée tend à différencier les mêmes parties qu'un régénérat direct qui prend naissance au même niveau et à fournir ainsi une réplique des parties anciennes, symétrique de celles-ci par rapport au plan de section (hétéromorphoses en miroir). Cependant, dans la région pharyngienne, cette règle de symétrie est en défaut : les queues qui prennent naissance dans cette région ne reconstituent pas leur pharynx alors que les queues directes en différencient un par morphallaxie. Une partie de la région pharyngienne présente dans la base est absente dans le régénérat hétéromorphique.

Dans la régénération d'une queue directe, la différenciation des niveaux postérieurs à la bouche s'effectue par épimorphose, celle de la région pharyngienne par morphallaxie des parties anciennes. Les mêmes règles s'appliquent aux queues hétéromorphiques.

Dans la différenciation d'une queue hétéromorphique avec pharynx, suivie de la formation de têtes supplémentaires, l'édification du système antéro-postérieur de la deuxième individualité implique trois processus successifs :

1) Formation de la région morphologiquement postérieure à la bouche par *épimorphose régénératrice*.

2) Formation de la région pharyngienne par *morphallaxie* des tissus de la région prépharyngienne de la souche.

3) Formation de la région prépharyngienne et céphalique (tête supplémentaire) par *épimorphose régulatrice*. Dans les régénérats de queue hétéromorphique avec pharynx, où la tête supplémentaire ne se forme pas, la reconstitution du système antéro-postérieur reste inachevée.

Les phénomènes de morphallaxie qui transforment la région prépharyngienne de la souche en région pharyngienne impliquent non seulement un changement de spécification des niveaux antéro-postérieurs, mais encore une inversion de polarité dans cette région.

Les régénérats de queue hétéromorphiques qui prennent naissance à partir de sections intéressant la région pharyngienne comprennent seulement une région post-buccale différenciée par épimorphose. La région pharyngienne de la souche ne présente aucune morphallaxie : elle ne fournit pas de région pharyngienne au régénérat et ne reconstitue pas son propre pharynx. Cette région est pourtant susceptible de remaniements dans la régénération anté-

rieure normale, elle reforme un nouveau pharynx et une région prépharyngienne ; dans la régénération d'une queue directe, elle fournit par morphallaxie toutes les parties comprises entre la section et la bouche. Il semble donc que la région pharyngienne ne peut subir une morphallaxie que lorsque celle-ci conserve sa polarité originelle.

De plus, la queue hétéromorphique inhibe dans la souche la reconstitution du pharynx direct qui, d'après SENDEL (1951), serait pourtant possible en l'absence de tête. On peut penser qu'il existe une rivalité entre la souche et le régénérat. Celui-ci ne peut acquérir sa région pharyngienne aux dépens de celle-là et l'empêche de se compléter.

L'absence du territoire pharyngien dans l'individu entraîne obligatoirement l'absence de différenciation des têtes supplémentaires par épimorphose régulatrice.

Dans la région de la base du pharynx, les phénomènes de morphallaxie s'amorcent mais ne peuvent s'achever (régression de l'ébauche pharyngienne) soit par suite du manque de matériel prépharyngien, soit en raison d'une inhibition exercée par le pharynx de la souche.

Dans des fragments provenant des régions postérieures extrêmes du corps, le régénérat hétéromorphique, qui représente les mêmes niveaux que le fragment, est incapable, comme lui, de reformer les parties plus antérieures. Ainsi s'explique, peut-être, l'arrêt total des phénomènes morphogénétiques après l'hétéromorphose.

3) **Déterminisme de l'hétéromorphose.** — Les phénomènes d'hétéromorphose ont été principalement étudiés chez les Planaires d'eau douce, où leur formation est seulement possible à partir de fragments courts. C'est pourquoi toutes les interprétations successivement formulées par MORGAN (1904), GOETSCH (1925) puis CHILD (1941) ont fait intervenir, en premier lieu, l'action de la longueur du fragment ou d'un régénérat antagoniste se formant sur l'autre section transversale. MIFUNE (1953) a montré, chez *Pl. gonocephala*, la possibilité de l'inversion de polarité à partir de fragments longs, mais les régénérats se forment de façon anarchique après nécrose de la région postérieure du corps chez des individus préalablement décapités et soumis au chlorure de lithium à basse température.

L'étude de la régénération de *P. lobata* apporte un fait nouveau : l'hétéromorphose est possible sur des morceaux longs, représentant plus des deux tiers de la longueur du corps, indépendamment de toute autre section.

Parmi toutes les hypothèses formulées pour expliquer l'hétéromorphose, seul le concept des territoires morphogénétiques (GUYÉNOT, 1927) appliqué aux Planaires par ABELOOS (1930) pourrait être retenu. Dans ce concept, la détermination des régénérats émanerait des tissus anciens. Dans certaines zones, dites territoires morphogénétiques totipotents, les parties régénérées reproduisent exactement les parties excisées et l'inversion de polarité (*hétéromorphose polaire*) n'est possible qu'accidentellement.

Dans d'autres zones, dites *territoires à potentialités morphogénétiques partielles*, il ne pourrait se former qu'une catégorie de régénérats (tête ou queue),

quelle que soit la direction de régénération, et l'inversion de polarité devient la règle : c'est la *pseudohétéromorphose*.

Ainsi, le corps de *P. lobata* comprendrait trois territoires :

— un territoire tête (R I, fig. 87) fournissant la pseudohétéromorphose de tête ;

— un territoire queue (R III, fig. 87) fournissant la pseudohétéromorphose de queue ;

— un territoire à potentialités morphogénétiques totales (R II), où l'hétéromorphose polaire de tête et de queue sont possibles.

Cependant, la délimitation de ces trois territoires est difficile puisque la production des régénérats hétéromorphiques varie graduellement selon l'axe antéro-postérieur du corps. Pour la même raison, il ne semble pas indiqué d'admettre des interprétations différentes pour la pseudohétéromorphose et l'hétéromorphose. Il est probable que les conditions réalisées accidentellement dans la zone R II sont constamment réalisées dans les régions extrêmes du corps. Ces considérations m'ont amenée à modifier le concept des territoires morphogénétiques.

Alors que des anomalies comme les régénérats asymétriques ou les têtes tératomorphiques sont déterminées par les conditions de la cicatrisation et de la formation du blastème, l'hétéromorphose, au contraire, se produit dans des conditions de cicatrisation normales et résulte d'un défaut dans le fonctionnement des mécanismes de régulation du système morphogénétique d'intégration antéro-postérieur. L'hétéromorphose résulte le plus souvent d'une incapacité des niveaux extrêmes du système morphogénétique antéro-postérieur à acquérir les propriétés des niveaux de l'extrémité opposée. Cette incapacité se manifeste de façon constante aux deux extrémités du système antéro-postérieur : la tête ne peut produire une queue et régénère une tête, la queue ne peut produire une tête et régénère une queue.

Cette incapacité disparaît *graduellement* à mesure qu'on s'éloigne des extrémités du corps : ordinairement, elle ne se manifeste plus dans la région prépharyngienne. Dans cette région, cependant, il est possible d'obtenir l'hétéromorphose dans des conditions particulières de milieu ou de sectionnement (à partir de fragments courts, par reprise de la régénération après inhibition en milieu hypertonique ou par action de la strychnine). Mais, à chaque niveau de la région prépharyngienne, l'inversion de polarité n'est possible que dans un sens : les facteurs qui favorisent également l'hétéromorphose de tête et l'hétéromorphose de queue ne peuvent produire, à un niveau donné, qu'une seule catégorie de régénérats hétéromorphiques. Les conditions qui entraînent l'inversion de polarité sont les mêmes à tous les niveaux du corps, mais la nature du régénérat hétéromorphique et la fréquence de l'hétéromorphose dépendent de la constitution du fragment souche.

On doit donc admettre que dans la production de l'hétéromorphose interviennent des propriétés métaboliques intrinsèques des différents niveaux du système antéro-postérieur. Dans les régions extrêmes du corps, un seuil physiologique de production est obligatoirement dépassé en raison de la constitution même du système et de la faible longueur des fragments. Mais le niveau où le seuil est dépassé varie selon les individus et certains facteurs

internes (propriétés physiologiques individuelles, longueur du fragment) ou externes (régénération après inhibition, strychnine) peuvent conduire à ce seuil dans les autres régions du corps.

L'hétéromorphose n'implique pas une suppression complète des possibilités régulatrices du système antéro-postérieur. Dans l'hétéromorphose de queue, les régions anciennes de la base se montrent temporairement ou constamment incapables de prendre les caractères de régions plus antérieures, mais demeurent capables de se transformer en régions plus postérieures pour fournir un organe qui n'est anormal que par sa situation. En conclusion, le corps de *P. lobata* ne constitue qu'un seul champ morphogénétique dont le pouvoir régulateur serait soumis à des restrictions permanentes dans les régions extrêmes, temporaires ou accidentelles dans la région moyenne.

IV. — Résumé.

1° La régénération d'une tête hétéromorphique sur une section postérieure est constante dans la région antérieure du corps. Les têtes hétéromorphiques peuvent être tératomorphiques ou asymétriques.

2° L'hétéromorphose de queue sur une section antérieure est constante dans la région postérieure du corps, accidentelle dans la région moyenne. La structure des queues hétéromorphiques varie selon le niveau. Dans la région prépharyngienne, elles possèdent un pharynx inverse. Au niveau de la base du pharynx, la queue hétéromorphique présente une ébauche transitoire de pharynx. La région pharyngienne semble incapable de subir une inversion de polarité par morphallaxie. Dans la région post-pharyngienne, les queues hétéromorphiques sont exactement symétriques des parties anciennes par rapport au plan de section.

3° La production d'une queue hétéromorphique pourvue d'un pharynx peut être suivie de la formation, par épimorphose régulatrice, d'une ou deux têtes supplémentaires latérales, plus ou moins tératomorphiques, complétant à la fois le régénérat hétéromorphique et la souche.

4° La production d'une queue hétéromorphique est provoquée par la faible longueur des fragments, par l'action de la strychnine, par reprise de la régénération après inhibition temporaire sous l'influence de l'hypertonie et d'un abaissement de température. L'hypertonie défavorise la production des hétéromorphoses de queue.

5° L'hétéromorphose n'est pas déterminée par des conditions spéciales de cicatrisation et de fermeture des plaies. Elle implique une restriction des facultés autorégulatrices du système d'intégration antéro-postérieur dans les régions extrêmes du corps et dans certaines conditions physiologiques pour les autres régions.

CHAPITRE V

LES HÉMIHÉTÉROMORPHOSES

J'ai désigné sous le nom d'*hémihétéromorphoses* la production d'un régénérat hétéromorphique et d'un régénérat de polarité normale sur la même section transversale. Suivant que l'anomalie se produit à partir d'une section limitant le fragment antérieurement ou postérieurement, l'organe à polarité

inversée est la queue (*hémihétéromorphose de queue*) ou la tête (*hémihétéromorphose de tête*).

Ce phénomène connu chez les Planaires marines depuis LUS a été décrit également chez les Planaires d'eau douce (MORGAN, 1904 ; BARDEEN, 1902 ; RAND et BOYDEN, 1913), chez le Polychète *Dodecaceria* (CAULLERY et MESNIL, 1897) et l'Oligochète *Criodrilus lacuum* (JANDA, 1929).

I. — Description des anomalies.

1) *Hémihétéromorphoses de queue.*

Les hémihétéromorphoses de queue se produisent très sporadiquement aux niveaux où la régénération complète de la tête est possible, c'est-à-dire dans la région prépharyngienne et la région pharyngienne antérieure, mais non dans la région céphalique.

En comparant tous les cas d'hémihétéromorphoses obtenus dans mes expériences, quelles que soient les conditions de milieu et de section, je suis parvenue à établir une classification de ces anomalies basée sur l'aspect et le délai d'apparition de la queue régénérée. Dans une première catégorie d'anomalies, que je conviens d'appeler *hémihétéromorphoses primaires*, la tête et la queue apparaissent *simultanément*. Dans d'autres catégories d'anomalies, que j'appellerai *hémihétéromorphoses secondaires*, la queue apparaît plus *tardivement* après la différenciation de la tête. Dans chaque cas, je prendrai pour type un individu dont je connais l'évolution chronologique détaillée.

A. — *Hémihétéromorphoses primaires.*

L'hémihétéromorphose primaire se produit principalement dans des morceaux limités par une seule section antérieure intéressant la partie moyenne de la région prépharyngienne. La tête qui apparaît est *asymétrique*. La queue, dont le pharynx apparaît en même temps que le cæcum de la tête et dans les parties nouvellement régénérées, présente au contraire *d'emblée une symétrie bilatérale*.

Je prendrai comme exemple un individu sectionné en arrière des yeux le 7-5-1951 et porté à l'étuve (25°) en milieu normal. Le 12-5, la cicatrisation était effectuée. Le 15, j'observai la formation de deux régénérats sur la section antérieure. Dans celui de gauche, contre le bord interne, j'observai une ligne sombre indiquant la formation d'une demi-tête avec son cæcum médian. Dans celui de droite s'était différenciée une tache claire indiquant l'ébauche d'un pharynx dépourvu de connexions avec les parties anciennes (fig. 89, a). L'apparition de ce pharynx montre que la queue présentait déjà une organisation symétrique. Le 17-5, la tête avait acquis ses deux yeux, la queue deux cæcums. Le 19, les deux auricules de la tête étaient différenciées et la queue était devenue le plus long des deux régénérats (fig. 89, b). Par la suite, la queue a repris une orientation normale grâce à une rotation qui la ramenait contre la queue de l'individu souche (fig. 89, c).

J'ai observé à plusieurs reprises la formation d'anomalies semblables qui diffèrent seulement de la précédente par la vitesse de régulation de la tête.

D'autre part, la queue peut être située indifféremment à gauche ou à droite.

Chez quelques individus hémihétéromorphiques, les phénomènes de régénération se poursuivent, aboutissant à la mise en place d'une tête qui, par sa constitution, son emplacement et son orientation, s'apparente aux têtes supplémentaires que j'ai observées dans certaines hétéromorphoses (Chap. IV).

Je prendrai comme exemple un individu sectionné le 16-10-1950 et qui le 19-10 montrait deux régénérats égaux sur la même surface de section (fig. 90, a). Le 24, alors que la tête avait différencié un œil et un cæcum et que la queue possédait

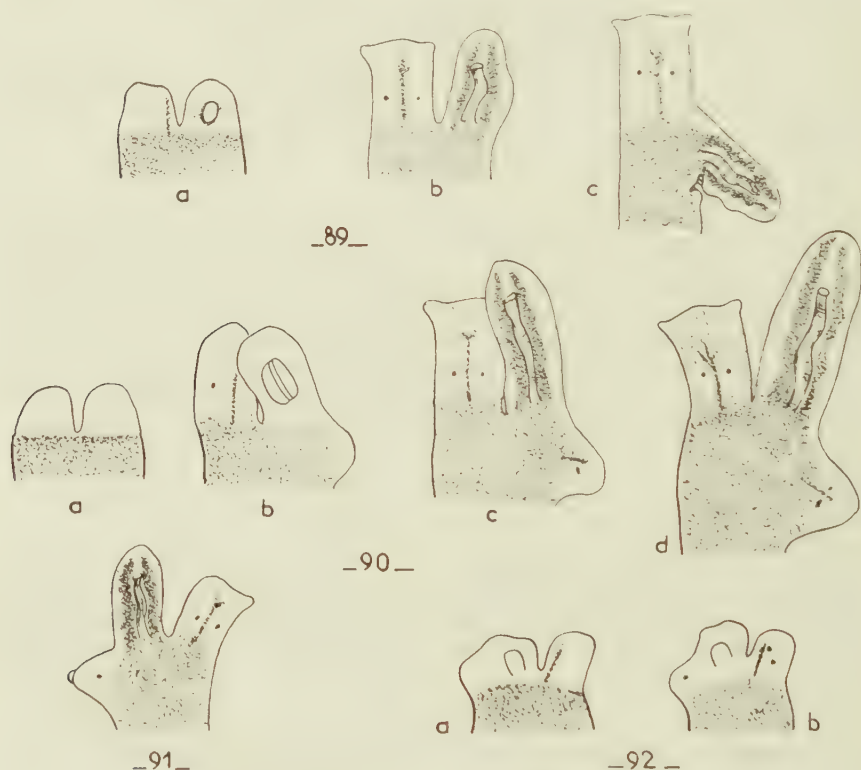


Fig. 89-92. — Hémihétéromorphoses primaires.

son pharynx, je notai, au niveau de la section, et du côté de la queue hémihétéromorphique, la présence d'une excroissance translucide (fig. 90, b). Le 27, alors que la tête était en voie de régulation, l'excroissance latérale avait différencié un œil médian (fig. 90, c). Enfin, le 31, cette tête supplémentaire présentait deux yeux rapprochés de part et d'autre d'un cæcum intestinal médian (fig. 90, d).

J'ai obtenu plusieurs cas semblables avec quelques variations dans l'organisation de la tête supplémentaire. Celle-ci est le plus souvent tératomorphique avec un œil et une auricule (fig. 91).

Enfin, dans un cas isolé, j'ai observé la formation d'une tête supplémentaire, en majeure partie soudée à la queue hétéromorphique dès le début de sa différenciation (fig. 92).

La régulation secondaire des hémihétéromorphoses aboutit ainsi à la formation d'un *double individu en croix* constitué de deux queues et de deux têtes respectivement opposées, analogue à l'individu double qui résulte de la régulation d'une queue hétéromorphique avec pharynx.

B. — Hémihétéromorphoses secondaires.

L'hémihétéromorphose secondaire se rattache à l'hémihétéromorphose primaire par la coexistence d'un régénérat de tête et d'un régénérat de queue sur la même section transversale. La tête se développe de même *asymétriquement* tandis que la queue présente d'emblée sa *symétrie bilatérale*. Cependant, le régénérat de queue se forme *tardivement* et ce retard s'accompagne d'importantes modifications dans sa structure et son orientation. Le pharynx, s'il est différencié, apparaît toujours dans *les parties anciennes*. Le plus souvent, la queue, au lieu de présenter une polarité inversée comme celle des hémihétéromorphoses primaires, peut être régénérée transversalement ou encore orientée normalement dès les premiers stades de cette différenciation.

Les régénérats ainsi obtenus, de structure très variable, peuvent être rattachés à quatre types fondamentaux que je décrirai sur des individus dont j'ai pu suivre en détail le processus régénérateur.

a) *Hémihétéromorphose secondaire typique*. — Dans ce cas, la régénération débute par la formation d'une demi-tête. La queue qui prend naissance sur la demi-section retardée est de polarité inversée. Son pharynx est différencié à la limite des parties anciennes et des parties nouvelles. Outre le décalage chronologique dans l'apparition des régénérats, le mode particulier de différenciation du pharynx distingue ces anomalies des hémihétéromorphoses primaires. La figure 93 montre les divers aspects d'un animal sectionné dans la région prépharyngienne et mis à régénérer en milieu normal, les 17, 19, et 21-5-1951. Tardivement, la queue effectue une rotation qui la ramène contre la queue de l'individu souche comme dans l'hémihétéromorphose primaire. Il est intéressant de noter que sur trois cas seulement d'hémihétéromorphoses obtenus en milieu hypertonique, deux se rattachent à cette catégorie.

J'ai observé, dans deux cas, dans des morceaux de la région prépharyngienne, l'apparition d'une queue tardive avec un pharynx, qui, apparu d'abord à la limite des parties anciennes et du régénérat de queue, ne s'est pas développé dans l'axe de celui-ci. Finalement, le pharynx nouveau est demeuré parallèle à l'axe antéro-postérieur du corps, à proximité du régénérat de queue (fig. 94).

b) *Hémihétéromorphose à queue pourvue d'un pharynx et orientée de façon quelconque*. — Dans ce cas, après régénération d'une demi-tête, une queue apparaît du côté retardé et croît en direction postérieure soit obliquement, soit avec une polarité à peu près normale.

Je ne possède la chronologie exacte que pour un individu ayant régénéré en milieu hypertonique (dernier des trois cas observés) après section en avant du pharynx. La figure 95 représente les aspects successifs de l'animal les 9, 10, 15-11 et 19-12-1950.

J'ai obtenu beaucoup de cas semblables en milieu normal. La figure 96 montre un cas où le pharynx était pratiquement en position normale.

c) *Hémihétéromorphose de queue dépourvue de pharynx.* — Dans ce cas, la queue, qui apparaît également tardivement, différencie uniquement deux cæcums caractéristiques d'une extrémité caudale ; mais le pharynx ne se différencie pas (fig. 97).

d) *Hémihétéromorphose avec queue rudimentaire.* — Il arrive très fréquem-

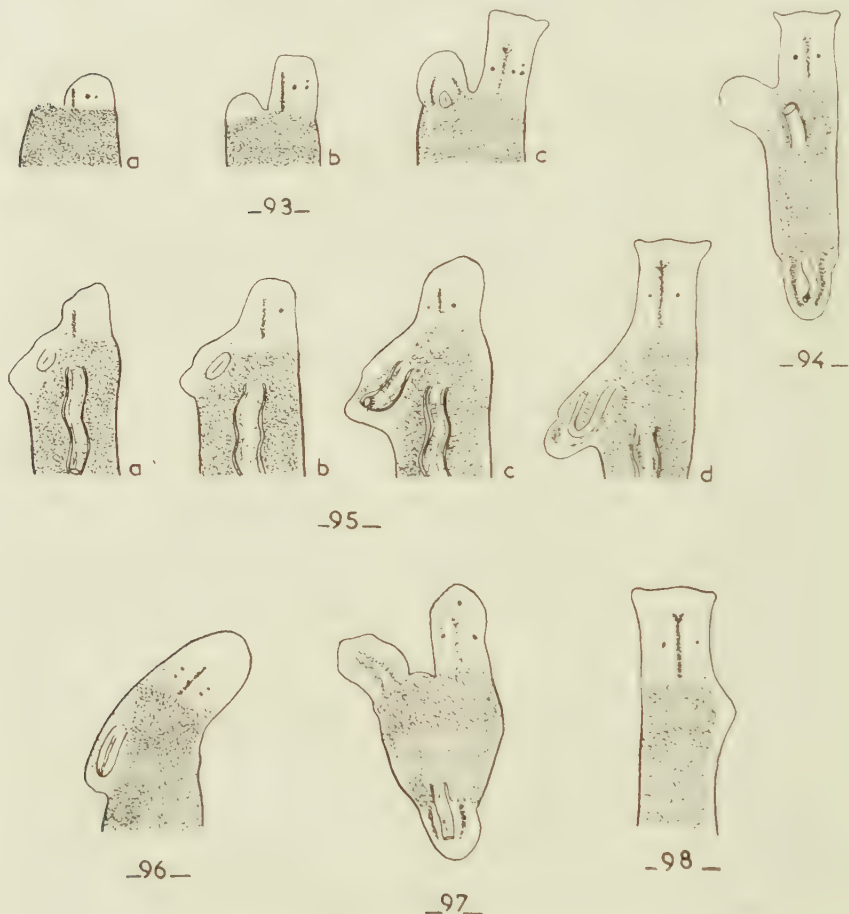


Fig. 93-98. — Hémihétéromorphoses secondaires.

ment, dans des morceaux courts prépharyngiens, ou pharyngiens, que la régénération asymétrique soit suivie très tardivement, en fin de régulation de la tête, de l'apparition d'une petite queue rudimentaire au niveau même de la section de départ, et du côté retardé (fig. 98). Il semble que la réduction de taille du régénérat de queue soit conditionnée par l'état d'avancement de la régulation de la tête.

Les hémihétéromorphoses secondaires, mêmes typiques, ne sont jamais suivies de phénomènes morphogénétiques tardifs conduisant à la formation

d'une tête supplémentaire. Je pense toutefois que l'apparition d'une tête supplémentaire représente l'évolution normale de l'hémihétéromorphose comme de l'hétéromorphose, mais que sa manifestation peut être empêchée par la position oblique ou le caractère incomplet de la queue hémihétéromorphe.

C. — *Pharynx supplémentaires.*

Dans certains cas, la régénération d'une tête asymétrique est suivie de l'apparition d'une région caudale qui se différencie aux dépens des tissus de la région prépharyngienne de la souche. On distingue parfois nettement deux cæcums parallèles de chaque côté du pharynx. Dans d'autres cas, le pharynx seul est discernable et son orientation quelconque. Il peut être de polarité inversée par rapport à celle de la souche, oblique, transversale, ou encore de polarité normale. Cette région comporte parfois deux cæcums parallèles de part et d'autre de ce pharynx. Dans tous les cas, la base du pharynx supplémentaire est située en arrière de la portion de tête produite par épimorphose régulatrice. Le phénomène doit être rapproché de l'hémihétéromorphose secondaire, puisqu'il comporte la production d'une région céphalique puis d'une région caudale à partir d'une seule section transversale. Je rangerai dans un premier groupe tous les cas où le pharynx supplémentaire présente une polarité inversée par rapport à la souche et dans un deuxième groupe les cas où le pharynx présente une orientation quelconque ou normale.

a) *Pharynx supplémentaires de polarité inverse.* — 1^{er} cas : j'ai observé dans certains fragments prépharyngiens l'apparition d'un pharynx supplémentaire accompagné de deux cæcums intestinaux. Parfois, l'apparition du pharynx supplémentaire a été accompagnée d'une excroissance latérale rappelant les régénérats rudimentaires des hémihétéromorphoses de type *d*. Par la suite, un œil est apparu dans le voisinage de ce pharynx. Dans une même expérience, j'ai obtenu 4 de ces anomalies (sur 24 individus en régénération), mais je n'ai jamais obtenu ensuite de formations analogues dans des expériences identiques.

Le fragment qui a donné naissance à l'individu représenté sur la figure 99 a été prélevé dans la région prépharyngienne d'une Planaire le 14-2-1952. Le régénérat de tête s'est formé à gauche. Le 27-2, après régulation totale de la tête asymétrique par épimorphose régulatrice, j'observai un pharynx situé du côté droit et en position inversée par rapport à celle de la souche. Ce pharynx était entouré de deux cæcums. A proximité du pharynx est apparu tardivement, le 18-3, un œil supplémentaire.

Les mécanismes de différenciation de la tête et la structure de la queue régénérée m'ont amenée à penser que cette anomalie représente une hémihétéromorphose secondaire dans laquelle une fusion s'est produite entre les deux régénérats. La régulation de la tête s'est effectuée vraisemblablement rapidement après la détermination en queue du blastème retardé. L'aire complémentaire de la tête asymétrique s'est soudée à mesure avec le régénérat de queue qui a été incluse entre la tête et les parties anciennes et a continué d'évoluer pour son propre compte. La formation de cette anomalie a nécessité

un brusque départ de la régulation de la tête immédiatement après la détermination du régénérat de queue. L'anomalie, pour se produire, exige donc des conditions très exceptionnelles qui ont pu être réalisées dans une seule de mes expériences. L'œil supplémentaire témoigne de la formation d'une ébauche céphalique qui rappelle les têtes supplémentaires des hémihétéromorphoses primaires.

2^e cas. — Dans l'expérience précédente, j'ai également obtenu un individu d'un type très particulier que je n'ai plus rencontré par la suite. La tête,

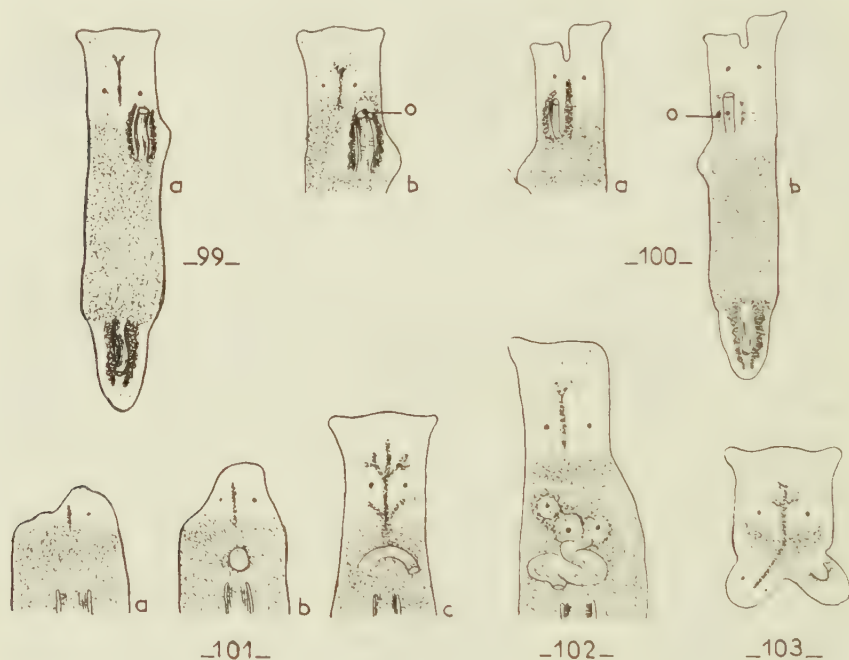


Fig. 99-103.

Fig. 99-102. — Pharynx supplémentaires. o : œil de la tête supplémentaire.

Fig. 103. — Hémihétéromorphose de tête.

dont la régénération avait débuté à droite, portait, en fin de régénération (fig. 100), une encoche médiane antérieure analogue à celle que j'ai observée dans des têtes résultant de la fusion secondaire de deux régénérats (Chap. II). La portion gauche de la tête, plus courte, attestait le retard dans la formation du demi-blastème de ce côté. Un pharynx identique à celui qui a été décrit dans le cas précédent, de polarité inversée, était situé à gauche, en arrière de la moitié de tête la moins longue. Enfin le 17-3, un œil paraissant représenter la tête supplémentaire secondaire est apparu dans la région de ce pharynx (fig. 100, b).

La structure de la tête indique que l'origine de l'anomalie est différente

des cas précédents. Le côté droit de la section, cicatrisé en premier, a donné une demi-tête ; le demi-régénérat, déjà déterminé en queue, s'est soudé à la tête par son bord interne. Grâce à cette juxtaposition des deux demi-régénérats, la demi-tête a rétabli sa symétrie bilatérale, non pas par épimorphose régulatrice, mais par réorganisation de la partie distale du régénérat de queue. Ce cas, comme le précédent, appartient donc en réalité à l'hémihétéromorphose secondaire. Il en diffère par la soudure des deux régénérats suivie de la réorganisation de la queue.

b) *Pharynx supplémentaires d'orientation quelconque ou normale.* — Dans de nombreuses expériences variées, j'ai observé, à la suite de la formation d'une tête asymétrique, l'apparition d'un pharynx supplémentaire qui semble s'édifier aux dépens des tissus de la région prépharyngienne de la souche et qui peut être orienté indifféremment.

Je prendrai pour premier exemple un individu sectionné le 22-11-1950 un peu en avant de la base du pharynx. Le 2-12, cet animal différenciait un œil dans le demi-régénérat droit (fig. 101). Le 7-12, je remarquai la présence d'une tache claire en avant du pharynx. Le 19-12, cette tache s'était transformée en un pharynx bien différencié et perpendiculaire au pharynx primitif. L'orientation particulière de ce pharynx est due vraisemblablement à l'encombrement créé par le pharynx de la souche. En effet, dans d'autres cas où la section était pratiquée suffisamment loin en avant du pharynx de la souche, le pharynx supplémentaire présentait une orientation normale.

Un autre cas intéressant m'a été fourni par un animal sectionné en arrière des yeux et dont la régénération avait été inhibée en milieu hypertonique. Après retour à des conditions normales de salinité et de température, la régénération a débuté sur la moitié gauche de la section. Avant que la tête ait amorcé sa régulation transverse, j'observai une différenciation des parties de la région prépharyngienne situées en arrière de la région retardée. Enfin, la tête ayant récupéré une structure normale, il s'est différencié un pharynx replié sur lui-même en raison du manque de place, puis trois yeux pourvus chacun d'un ganglion cérébroïde situés en avant de ce pharynx (fig. 102).

La régénération d'une tête asymétrique peut donc s'accompagner de la formation d'un pharynx supplémentaire d'orientation normale, ou dévié secondairement par suite du manque de place, et qui s'édifie par morphallaxie dans la région prépharyngienne de la souche. L'édification de cette queue peut être suivie de la formation d'une structure céphalique, secondairement différenciée à partir de la région prépharyngienne où elle demeure également incluse.

La différenciation d'une région caudale consécutive à la formation d'une tête asymétrique, avec une tendance à produire secondairement une région céphalique supplémentaire, conduit à ranger ces malformations parmi les phénomènes d'hémihétéromorphose. Le régénérat de queue et la tête supplémentaire, au lieu de s'édifier par épimorphose et d'être individualisés comme l'hémihétéromorphose normale, se différencient dans ce cas par morphallaxie et demeurent inclus dans les parties anciennes de la souche.

*
* *

En résumé, sous le terme *hémihétéromorphose de queue*, pourront être groupées toutes les formations anormales qui résultent de deux déterminations *simultanées* ou *successives* sur une même section transversale. La première détermination aboutit toujours à la formation d'une tête à *croissance asymétrique*. La seconde édifie une queue d'*emblée symétrique* qui peut être hétéromorphique, oblique ou de polarité normale et qui se différencie soit à partir du blastème, soit à partir des tissus anciens de la souche. La production des hémihétéromorphoses est parfois suivie de phénomènes morphogénétiques tardifs aboutissant à l'édification d'une structure céphalique supplémentaire, externe par rapport au régénérat de queue ou bien différenciée aux dépens des parties anciennes.

L'état du régénérat de tête au moment de la détermination du régénérat de queue semble conditionner l'orientation et la structure de celle-ci (fig. 104).

A. — Si la tête et la queue apparaissent simultanément, la queue est de polarité inversée par rapport à celle de la souche et son pharynx se différencie dans les parties nouvellement régénérées (hémihétéromorphose primaire). Une soudure entre les deux régénérats par leur bord interne est possible (*e'*).

B. — Lorsque la tête apparaît la première (hémihétéromorphose secondaire) la structure de la queue semble conditionnée par l'état d'avancement de la régénération de la tête en direction antéro-postérieure et surtout par la vitesse de l'épimorphose régulatrice, très variable suivant les individus comme on l'a vu au chapitre II.

Si la régulation de la tête n'est pas avancée au moment où le blastème apparaît sur la section retardée, le pharynx se différenciera à partir des tissus anciens et la queue présentera une direction quelconque, inversée (*a*), transversale ou normale (*b*).

Dans les mêmes conditions, si la régulation est rapidement déclenchée, le régénérat de queue se trouvera inclus entre la souche et la portion de tête induite par l'épimorphose régulatrice (*e*).

Si la régulation de la tête est avancée au moment de la détermination du blastème de queue, celle-ci est dépourvue de pharynx (*c*) et, dans le cas extrême, se réduit à une petite excroissance en apparence indifférenciée (*d*).

Seuls, les animaux qui produisent un pharynx supplémentaire de polarité non inversée ne peuvent être classés dans cette série. En effet, la production de ce pharynx ne semble influencée ni par l'état d'avancement de la régulation de la tête ni par la vitesse de l'épimorphose régulatrice.

Enfin, la régulation secondaire peut donner une tête supplémentaire qui se forme par épimorphose dans le cas des hémihétéromorphoses primaires, par morphallaxie si la région caudale est elle-même différenciée, au moins partiellement, par ce procédé.

2) *Hémihétéromorphose de tête.*

L'hémihétéromorphose de tête ne peut se produire qu'à des niveaux où l'hétéromorphose de tête est possible, c'est-à-dire seulement à partir de sections postérieures pratiquées dans la région des yeux.

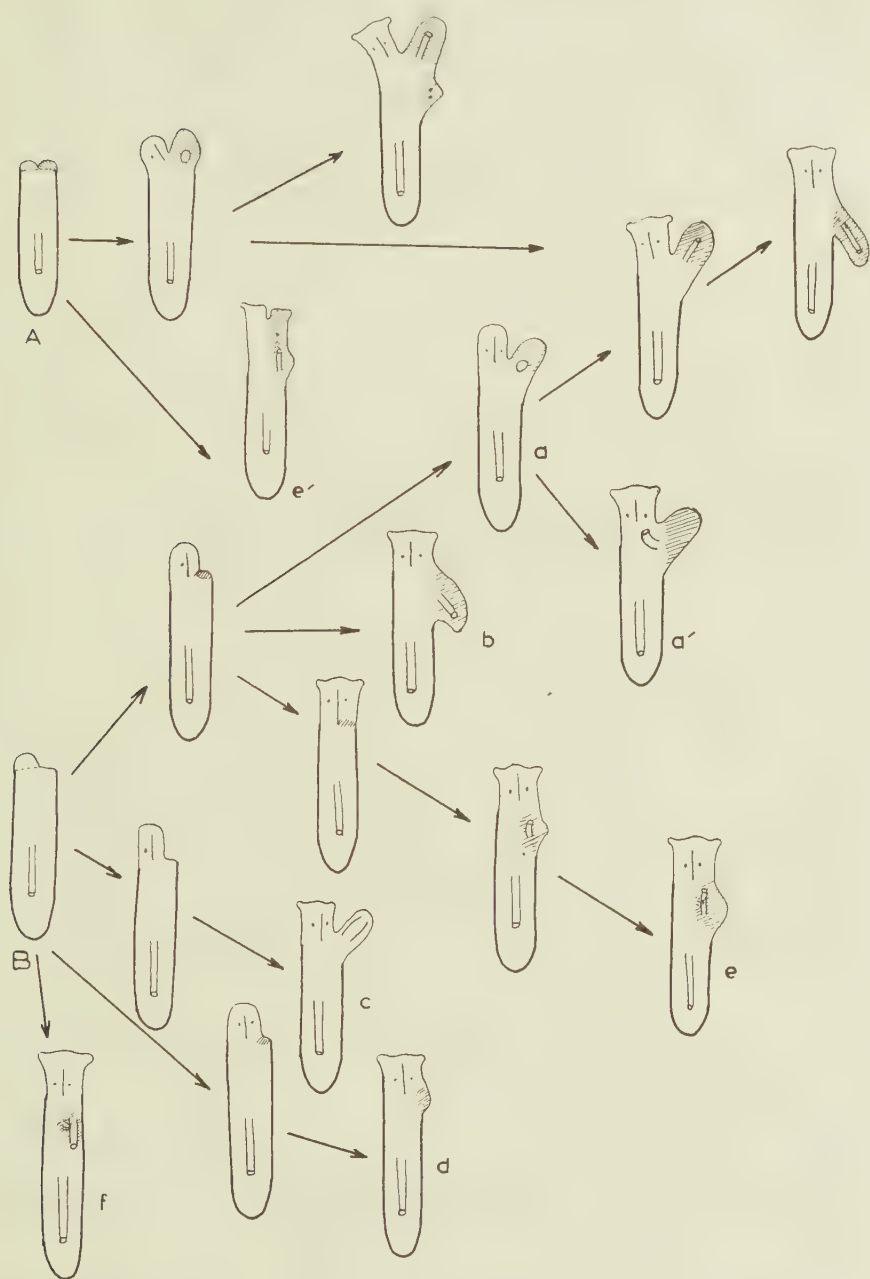


Fig. 104. — Sériation des hémihétéromorphoses ; *en hachures* : la queue hémihétéromorphique, *en pointillés* : la tête supplémentaire.

J'ai obtenu dans mes expériences un seul cas de cette anomalie à partir d'un morceau de tête isolé par une section postérieure passant immédiatement en arrière des yeux. C'est le régénérat de tête qui s'est différencié *en premier*. C'était un régénérat *asymétrique* pourvu d'un cæcum et d'un œil (fig. 103). Dans un délai de trois jours après l'apparition de l'œil s'est formée une queue avec pharynx, tandis que la tête s'élargissait et différenciait un second œil.

Il est important de noter que le morceau de région prépharyngienne du même individu, qui avait été séparé de la tête par le même coup de scalpel, a régénéré une demi-tête située du même côté que la tête hémihétéromorphique précédente et dont la régulation s'est accompagnée de la production d'une queue hémihétéromorphique rudimentaire se rattachant au cas (d) des hémihétéromorphoses secondaires.

L'hémihétéromorphose de tête se constitue par les mêmes mécanismes que l'hémihétéromorphose de queue. L'anomalie débute par la mise en place d'une tête hétéromorphique *asymétrique*. La queue qui apparaît secondairement est *symétrique* et représente, à elle seule, le régénérat qui aurait dû normalement se former sur la totalité de la section.

En résumé, l'hémihétéromorphose de tête débute par une double anomalie : une inversion de polarité et une asymétrie, tandis que l'hémihétéromorphose de queue a pour point de départ une simple asymétrie frappant un régénérat céphalique de polarité normale.

En raison de la rareté des cas d'hémihétéromorphose de tête, l'étude qui va suivre portera exclusivement sur l'hémihétéromorphose de queue.

II. — Facteurs influençant l'hémihétéromorphose.

Il résulte de ce qui précède que la production de l'hémihétéromorphose est conditionnée avant tout par l'asymétrie de la régénération. Celle-ci dépend elle-même, comme on l'a vu aux chapitres I et II, de la façon dont la section a été pratiquée. Aussi, le taux de production des hémihétéromorphoses est-il très variable. Cependant, divers facteurs qui agissent sur l'hétéromorphose peuvent influencer le taux des hémihétéromorphoses en modifiant les proportions relatives des régénérats asymétriques proprement dits et des hémihétéromorphoses. Dans le but d'étudier l'action de ces facteurs, j'ai comparé les taux de production des hémihétéromorphoses dans l'ensemble de mes expériences.

1) *Influence de la longueur du fragment.* — Les hémihétéromorphoses sont toujours fréquentes sur des fragments courts prélevés soit dans la région pharyngienne, soit dans la région prépharyngienne.

Le 14-2-1952, j'ai mis à régénérer dans des récipients différents 48 morceaux prélevés dans la région prépharyngienne (B), chacun étant accompagné d'un témoin long sectionné uniquement en arrière des yeux (B').

Le même jour, 48 morceaux de la région pharyngienne (C) ont été mis séparément dans un récipient avec un témoin long (C') sectionné uniquement dans la région de la base du pharynx.

	B (48)	B' (48)	C (48)	C' (48)
Hémihét. primaires	0	0	2	0
Hémihét. secondaires	6	0	1	0

Cette expérience montre clairement l'influence de la longueur du fragment. Cependant, la fréquence des hémihétéromorphoses dans les fragments courts est très variable suivant les lots d'individus. J'illustrerai ce fait en comparant l'expérience précédente à deux expériences effectuées dans les mêmes conditions.

	14 février 1952		18 mars 1952		8 juin 1953	
	B	C	B	C	B	C
	o/o	o/o	o/o	o/o	o/o	o/o
Hémihét. primaires	0	4	2	2	0	0
Hémihét. secondaires	12	2	2	2	4	0
	12	6	4	4	4	0

Le taux des hémihétéromorphoses est toujours plus faible pour les morceaux C en raison du grand nombre de fermetures non suivies de régénération et de la production fréquente d'hétéromorphoses de queue.

2) **Action du milieu hypertonique.** — Sur 211 morceaux sectionnés à un niveau quelconque de la région prépharyngienne, et mis à régénérer en milieu hypertonique (15 grammes de ClNa par litre d'eau de mer), je n'ai obtenu que 3 cas d'hémihétéromorphose secondaire dont 2 ont été produits dans la même expérience.

D'autre part, sur deux lots de 24 Planaires chacun, sectionnées en 4 fragments A, B, C, D, je n'ai obtenu aucun cas d'hémihétéromorphose.

Il me semble donc possible d'affirmer que le *milieu hypertonique tend à inhiber la formation des hémihétéromorphoses.*

3) **Influence du sulfate de strychnine.** — Dans la plupart des expériences effectuées avec la strychnine, j'ai pu noter une proportion d'hémihétéromorphoses plus forte que chez les témoins.

Par exemple, le 2-8-1955, 25 Planaires sectionnées au niveau de la base du pharynx ont été portées dans une solution de sulfate de strychnine (1 milligramme par litre d'eau de mer). 25 témoins, sectionnés de façon identique, ont été portés en milieu normal. Le 17-8, les anomalies étaient réparties de la façon suivante :

Témoins		Strychnine	
Hémihét. Primaire.	1	Hémihét. Primaire	1
		Hémihét. Second. } avec pharynx	2
		Hémihét. Second. } sans pharynx	2

L'emploi de la strychnine donne des résultats très inégaux, car elle favorise parallèlement la production d'autres anomalies.

Ainsi, le 13-5-1952, 24 *Procerodes* étaient sectionnées en 4 fragments A, B, C, D et portées dans la strychnine. Aucune hémihétéromorphose n'a été relevée dans les morceaux B et C. Par contre, sur 10 témoins sectionnés de façon identique et portés en milieu normal, j'ai obtenu 3 hémihétéromorphoses dans les fragments B et 1 dans les fragments C.

4) *Influence de l'inhibition temporaire de la régénération en milieu hypertonique à basse température.* — Après avoir été inhibée en milieu hypertonique et à basse température (inférieure à 13°), la régénération qui s'effectue après retour à des conditions normales s'accompagne toujours d'un certain nombre d'hémihétéromorphoses. Mais, en aucun cas, les pourcentages n'ont été assez élevés pour prouver de façon irréfutable que ces conditions influencent la production de ces anomalies.

III. — Étude expérimentale de la formation des queues hémihétéromorphiques.

Hétéromorphose et hémihétéromorphose semblent de prime abord des phénomènes apparentés en raison de l'inversion de polarité qui frappe soit la totalité, soit une moitié seulement du régénérat. Les mêmes facteurs externes ou internes modifient dans le même sens les taux de production des deux anomalies. Les processus de régulation secondaire sont parallèles dans les deux cas. Cependant, certains caractères conduisent au contraire à envisager l'hétéromorphose et l'hémihétéromorphose comme des phénomènes fondamentalement distincts.

1° Si la queue hémihétéromorphique représentait la moitié d'une queue hétéromorphique, elle ne posséderait pas d'emblée la symétrie bilatérale morphologique parfaite qui est cependant un caractère général et fondamental de cette formation. La queue hémihétéromorphique n'est pas une moitié de queue hétéromorphique ; elle n'est pas intégrée au système transversal de la souche. Ce caractère laisse prévoir un mode de détermination particulier bien différent de celui des queues hétéromorphiques.

2° Dans la région prépharyngienne du corps, l'hétéromorphose n'apparaît que dans des conditions très particulières de milieu ou de longueur de fragment alors que l'hémihétéromorphose s'obtient aisément.

3° La structure des queues hétéromorphiques dépend du niveau de la section. Celle des queues hémihétéromorphiques en est au contraire indépendante : sur des sections très antérieures, la queue peut être dépourvue de pharynx, tandis que, sur des sections intéressant la base du pharynx, elle peut acquérir une structure complète.

4° Dans les queues hétéromorphiques qui possèdent un pharynx, celui-ci se différencie à la limite du régénérat et des parties anciennes. Dans les hémihétéromorphoses primaires, le pharynx se différencie au contraire dans le régénérat et ne se met que tardivement en rapport avec le tube digestif de la souche.

*
*
*

L'étude de la sériation des anomalies hémihétéromorphiques nous montre que les caractères de la queue dépendent de l'état de la tête au moment de la détermination du blastème de queue. Cette constatation suggère une

influence de la tête sur la détermination de la queue hémihétéromorphe.

1) **Régénération d'une queue hémihétéromorphe.** — Si on sectionne à sa base la queue d'une hémihétéromorphose primaire ou secondaire de type *a*, il se forme, à partir de la section, un nouveau régénérat qui évolue en une queue pourvue d'un pharynx, mais cette queue, au lieu d'être orientée vers l'avant comme la première, s'accroît obliquement vers l'arrière (fig. 105).

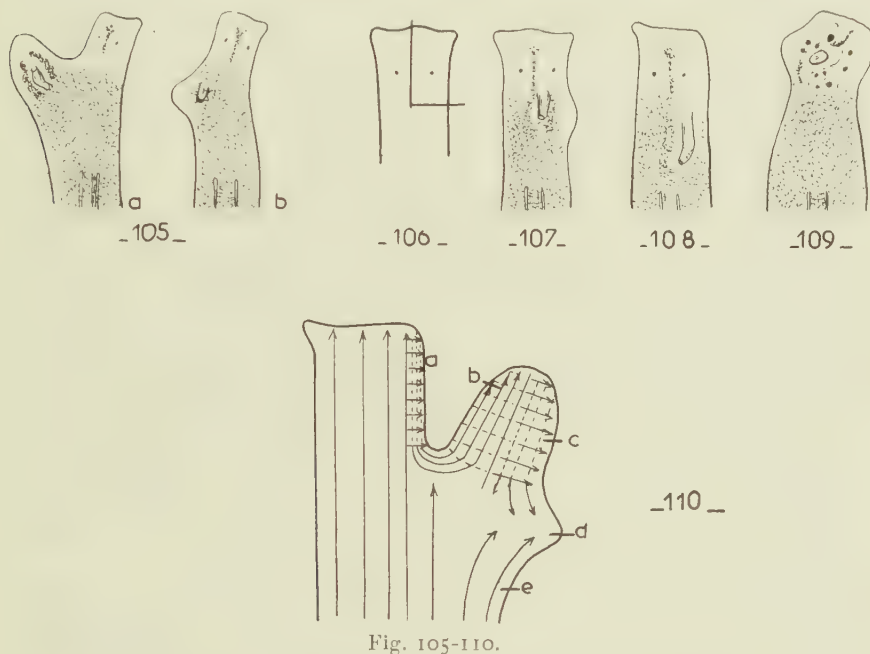


Fig. 105. — Régénération d'une queue hémihétéromorphe.

Fig. 106-109. — Formation d'un pharynx supplémentaire après deux sections perpendiculaires *a* et *b*.

Fig. 110. — Représentation schématique des processus de détermination en jeu dans la formation des hémihétéromorphoses.

La nouvelle hémihétéromorphose ainsi constituée se rattache à l'hémihétéromorphose secondaire de type *b* où le régénérat de queue se forme tardivement. L'orientation du nouveau pharynx montre que la détermination en jeu dans cette deuxième régénération a été imposée par la tête. Il faut donc admettre qu'une partie au moins du système d'intégration antéro-postérieur de la première queue hémihétéromorphe était en continuité avec le système d'intégration de la tête. Autrement dit, les phénomènes de détermination de la queue, lors de l'édification de l'hémihétéromorphose, ne

peuvent se produire que grâce à l'existence d'une portion de champ autorégulatrice occupant totalement ou en partie le régénérat de tête.

2) *Action de l'aire complémentaire de la tête asymétrique sur la queue hémihétéromorphique.* — La tête asymétrique qui provoque la détermination de la queue hémihétéromorphique comprend, comme on l'a vu au Chapitre II, deux portions : une demi-tête intégrée à la souche et une aire de détermination complémentaire non intégrée au système antéro-postérieur de la souche.

J'ai été conduite à supposer que la détermination de la queue hémihétéromorphique était due à l'activité régulatrice de cette deuxième partie.

a) Pour le vérifier, j'ai réalisé l'expérience suivante qui supprime l'aire de détermination complémentaire tout en maintenant le décalage dans le temps de cicatrisation entre les deux moitiés de la section.

Une moitié de tête est enlevée par deux sections perpendiculaires, l'une longitudinale *a* (fig. 12), l'autre transversale *b*. Après la formation du blastème, l'autre moitié de tête restante est extirpée par une section transversale *b'*. Le demi-blastème formé à partir de la première demi-section transversale *b* possède une organisation asymétrique complétée par la demi-tête de la souche. Après l'ablation de cette demi-tête, la demi-section *b* possède une certaine avance sur la demi-section *b'*, mais l'aire de détermination complémentaire du blastème *b* s'édifie en même temps que le blastème *b'* qui se trouve déterminé en une demi-tête. C'est pourquoi cette expérience effectuée à plusieurs reprises en milieu normal et dans le sulfate de strychnine à 1 milligramme par litre n'a produit que des têtes à caractère asymétrique transitoire et pas d'hémihétéromorphose.

C'est donc bien l'aire complémentaire de la demi-tête, et non l'ensemble de ce régénérat, qui détermine la queue hémihétéromorphique.

b) Dans un autre type d'expérience, j'ai pu obtenir la formation de queues hémihétéromorphiques par l'activité morphogénétique d'une aire de détermination non intégrée au système antéro-postérieur de la souche. Cette aire de détermination peut être obtenue chez des individus sectionnés par deux sections *ab* (fig. 106). Si la demi-tête n'est pas excisée, la régénération se fait uniquement par croissance en direction transversale de la portion de blastème qui longe la demi-tête. Ce régénérat qui n'est pas encore intégré au système antéro-postérieur de la souche inhibe totalement la croissance du blastème qui occupe la demi-section transversale *b*. Ainsi, la demi-tête en voie de régénération transversale possède la même constitution qu'une tête asymétrique à un œil en voie de régulation. En milieu normal, les deux blastèmes apparaissent simultanément sur les deux sections *a* et *b* et le blastème *b*, déterminé par la souche, ne peut subir l'action du blastème *a*. Cependant, j'ai observé que dans certaines conditions expérimentales le blastème longitudinal peut exercer une influence déterminante soit sur le blastème de la section *b*, soit sur la souche, à la façon de l'aire complémentaire d'une tête asymétrique.

En faisant agir la strychnine à partir du moment de l'opération, les résultats sont en général identiques à ceux qu'on obtient en milieu normal. Cepen-

dant, au cours d'une expérience de ce type, un individu a présenté en fin de régénération, au niveau de la section transversale, une excroissance latérale identique aux queues réduites des hémihétéromorphoses secondaires de type *d* (fig. 98). J'avais noté chez cet individu une croissance exceptionnellement rapide de la demi-tête et un retard de la cicatrisation sur la demi-section transversale. Le raccord de la demi-tête avec la souche n'était donc pas achevé lorsque la demi-section a formé un blastème qui a pu être annexé en une queue, incomplète par suite de l'avancement de la régulation. Cette anomalie, pour se produire, a nécessité des conditions très particulières de cicatrisation et de régénération qui n'ont pas pu être réalisées chez les autres individus.

Si les deux sections sont effectuées chez des individus ayant séjourné une semaine environ dans la strychnine, l'aire de détermination peut provoquer la différenciation d'un pharynx supplémentaire dans la souche.

Ainsi, j'ai opéré le 4-10-1954, un lot de 21 Planaires accoutumées au sulfate de strychnine depuis le 28-9-1954. Chez tous les individus, c'est la moitié droite de la tête qui a été excisée. Chez 3 individus, la reconstitution de la demi-tête a été accompagnée de l'apparition d'un pharynx supplémentaire de polarité normale situé dans les parties anciennes de l'animal et du côté droit.

Chez un premier individu (fig. 107), l'ébauche d'un pharynx a été différenciée en arrière de la nouvelle demi-tête, tandis qu'une excroissance latérale est apparue au niveau de la demi-section transversale.

Chez un deuxième individu (fig. 108), un pharynx supplémentaire de polarité normale s'est formé en arrière de la région primitivement excisée. Ce pharynx était entouré d'une zone claire qui dénotait une désorganisation des tissus anciens aux dépens desquels il semblait s'être différencié.

Enfin, un troisième individu (fig. 109) a différencié un pharynx en arrière de l'œil de la souche, la tête s'étant soudée avec la demi-section transversale. De plus, il s'est produit une différenciation d'yeux très nombreux dans la région de ce pharynx supplémentaire.

Ces deux dernières expériences ont fourni deux types d'hémihétéromorphose secondaire : l'une à queue réduite, l'autre constituant un pharynx supplémentaire de polarité conforme à celle de la souche avec formation secondaire d'yeux supplémentaires. Ces types d'anomalies sont les seuls qui peuvent être obtenus à un stade assez avancé de la régénération de la demi-tête.

Il est donc possible d'obtenir une queue présentant tous les caractères des queues hémihétéromorphiques en présence d'une moitié intacte de la tête primitive. Cette queue hémihétéromorphique est déterminée par le régénérat non raccordé à la souche qui borde la demi-tête le long du plan sagittal du corps.

IV. — Discussion.

Chez les Planaires d'eau douce, les hémihétéromorphoses décrites par quelques auteurs (MORGAN, BARDEEN, RAND et BOYDEN) ne peuvent se produire qu'à partir de sections obliques, la queue occupant toujours la moitié de la section la plus postérieure.

Lus a décrit le premier la production d'une tête et d'une queue sur une même section transversale. Il en signale chez *P. lobata* un seul cas, qui se rattache à notre hémihétéromorphose secondaire de queue de type *a*, et deux chez *C. papillosa* qui se rattachent à l'hémihétéromorphose de tête. Lus n'a pas proposé d'interprétation du phénomène.

Seul, M. ABELOOS (1932) a essayé d'expliquer l'hémihétéromorphose par l'existence de territoires morphogénétiques à limites peu précises. Cette hypothèse reposait sur les données expérimentales incomplètes de Lus. Un argument permet de la rejeter : à partir d'un morceau *B* (région pré-pharyngienne, on peut obtenir, par exemple, une queue hémihétéromorphique située à droite, tandis que le morceau *C* (région pharyngienne) du même individu fournit une queue hémihétéromorphique située à gauche. L'extension du territoire queue dans les parties antérieures de l'animal devrait, dans ce cas, s'accompagner d'un morcellement qu'il est difficile d'admettre.

Les hypothèses formulées jusqu'à présent ne tiennent compte que de l'aspect définitif des régénérats et admettent une indépendance totale entre les deux moitiés du corps durant le processus régénérateur. Il se dégage de mon travail expérimental cette notion fondamentale que les deux moitiés du corps, loin d'évoluer séparément, sont au contraire étroitement dépendantes l'une de l'autre au cours de la morphogénèse.

L'étude expérimentale montre que le point de départ de l'hémihétéromorphose est une asymétrie dans la cicatrisation. La souche induit la formation d'une demi-tête selon les mécanismes de détermination normaux dans le blastème qui occupe la demi-section la première cicatrisée. Cette demi-tête acquiert spontanément sa symétrie bilatérale physiologique : il apparaît une deuxième aire de détermination (Chap. II) qui assure par épimorphose régulatrice l'édification de la demi-tête correspondant au côté retardé (*a*, fig. 110). Au début de sa formation, cette aire comporte autant de niveaux du système antéro-postérieur qu'il y en a dans l'autre demi-tête, mais l'organisation de ces niveaux est comprimée en direction médio-latérale. Tous les niveaux du système transversal sont en principe reconstitués et ne peuvent être intégrés dans la souche. Ils tendent à se compléter postérieurement. Le blastème présent sur la demi-section retardée fournit à cette régulation un matériel indifférencié qui sera utilisé grâce à une flexion des niveaux en voie de régulation (*b*, fig. 110). La queue hémihétéromorphique qui se trouve ainsi déterminée dans ce blastème acquiert d'emblée une symétrie bilatérale physiologique puisque le système d'intégration est toujours bilatéral et que cette symétrie peut se traduire d'emblée morphologiquement, la quantité de matériel disponible étant suffisante. La moitié externe de la queue hémihétéromorphique (*c*, fig. 110) ne peut être intégrée à la moitié correspondante de la souche (*e*, fig. 110) dont la polarité lui est opposée. Ces deux parties peuvent, dans des conditions favorables, manifester leur pouvoir régulateur en provoquant le développement tardif d'une tête supplémentaire (*d*, fig. 110).

En résumé, dans cette hypothèse, la production des hémihétéromorphoses résulterait d'une succession de régulations ayant pour point de départ une cicatrisation asymétrique. L'aire de détermination complémentaire de la tête asymétrique, n'étant pas intégrée au système antéro-postérieur de la

souche, se comporte en quelque sorte comme le germe d'une individualité supplémentaire dans un processus de multiplication asexuée et l'autorégulation est susceptible de se poursuivre tant que cette individualité n'est pas complète.

Alors que dans l'hétéromorphose l'inversion de polarité du système antéro-postérieur est le phénomène fondamental, dans l'hémihétéromorphose, cette inversion n'est qu'une apparence secondaire et le pouvoir régulateur du système s'exprime en réalité normalement.

*
* *

Cette conception de l'hémihétéromorphose permet d'interpréter ses diverses modalités :

1° On a vu que le pharynx des queues hémihétéromorphiques apparaissait dans le régénérat lorsque l'hémihétéromorphose est primaire, à la limite du régénérat et des parties anciennes lorsque l'hémihétéromorphose est secondaire. Cette différence est comparable à celle qui se manifeste dans la régénération normale d'une queue selon le niveau de section (cf. : introduction) : le pharynx est différencié dans le régénérat si la section est très antérieure ; il apparaît à la limite du régénérat et des parties anciennes si le fragment contient une plus grande étendue du système antéro-postérieur. Or, dans l'hémihétéromorphose primaire, le régénérat de queue se développe à un moment où le régénérat de tête, encore peu avancé, ne représente qu'une faible portion du système antéro-postérieur. Dans l'hémihétéromorphose secondaire, au contraire, la différenciation de la queue est provoquée par une tête régénérée, plus avancée, qui représente une portion plus étendue du corps.

2° La tête asymétrique qui est à l'origine de l'hémihétéromorphose tend, au cours de son épimorphose régulatrice, à raccorder ses niveaux longitudinaux à ceux de la souche en commençant par les niveaux les plus médians. La queue hémihétéromorphique qui résulte de la régulation des niveaux non encore raccordés pourra donc être réduite à ses niveaux les plus externes. Ainsi peut s'expliquer la production des queues hémihétéromorphiques rudimentaires sans pharynx que l'on observe seulement lorsque la tête a déjà acquis ses deux yeux.

En résumé, le caractère plus ou moins complet de la queue hémihétéromorphique dépend de l'état d'avancement de l'épimorphose régulatrice dans la tête asymétrique au moment où le blastème hémihétéromorphique subit sa détermination.

3° L'hypothèse permet également d'interpréter les cas exceptionnels de pharynx supplémentaires orientés en direction inverse de la souche obtenus dans une de mes expériences. Un blastème hémihétéromorphique se serait trouvé incorporé à la tête asymétrique en voie de régulation transversale et aurait cependant différencié son pharynx. Les yeux apparus tardivement au voisinage de ce pharynx représenteraient la tête térautomorphique supplémentaire, formée ici par morphallaxie de la souche.

4° La production de pharynx supplémentaires différenciés dans la souche

en position normale ou oblique, mais non inverse, doit être rattachée, par son mécanisme, à la série des hémihétéromorphoses.

Ces phénomènes résultent d'une régulation postérieure de l'aire de détermination complémentaire de la tête asymétrique qui, au lieu d'annexer un blastème, provoque une morphallaxie régulatrice dans les tissus de la souche. L'apparition secondaire de ganglions et d'yeux représentant la tête téra-tomorphique supplémentaire révèle l'existence de la même succession de régulations que dans l'hémihétéromorphose primaire. Les individus à pharynx supplémentaires contiendraient en quelque sorte deux individualités juxtaposées. La présence du pharynx supplémentaire n'implique en aucune manière un dédoublement des niveaux de la région pharyngienne dans le système antéro-postérieur de l'individu primitif.

5° Les hémihétéromorphoses de tête s'interprètent de la même façon à partir d'une régénération asymétrique affectant une tête hétéromorphique.

*
*
*

Têtes asymétriques et hémihétéromorphoses sont donc des anomalies relevant d'une même cause primaire : la cicatrisation asymétrique produisant une tête asymétrique qui comprend une demi-tête et une *aire de détermination complémentaire*. Cette aire de détermination, qui préside à l'épimorphose régulatrice en direction transversale, tend également à effectuer sa régulation en direction antéro-postérieure. Dans l'hémihétéromorphose, elle réalise cette régulation aux dépens du blastème retardé, qu'elle annexe avant que celui-ci subisse l'influence déterminante de la souche.

Dans certaines conditions expérimentales et chez certains individus, la souche elle-même peut se trouver annexée à l'aire de détermination complémentaire de la tête asymétrique, qui y provoque la différenciation d'un pharynx et d'yeux supplémentaires. Lorsque la souche ne peut subir la différenciation impliquée dans ce phénomène, l'aire de détermination complémentaire exerce sur le blastème retardé une influence *inhibante* étudiée au chapitre II.

L'aire de détermination complémentaire d'une tête asymétrique représente une portion incomplète du système morphogénétique antéro-postérieur. Comme toute portion de système morphogénétique, elle tend à provoquer l'apparition des niveaux manquants et à inhiber la formation des niveaux qui y sont déjà représentés. Dans le cas des têtes asymétriques, seule l'influence inhibitrice peut se manifester (fig. III).

*
*
*

Un certain nombre de facteurs internes ou externes (longueur du fragment, strychnine, inhibition de la régénération en milieu hypertonique à basse température) qui, dans le cas d'une cicatrisation asymétrique, favorisent la production de l'hémihétéromorphose aux dépens de la régénération asymétrique favorisent également l'hétéromorphose dans le cas d'une régénération normale (chapitre IV). L'hypertonie, qui favorise au contraire la

ACTION de l'AIRe COMPLÉMENTAIRE en DIRECTION AP				
sur le blastème		sur la souche		
déterminante		inhibante		
ÉPIMORPHOSE RÉGULATRICE		ÉPIMORPHOSE RÉGULATRICE		
brusq ^r accélérée	normale	retardée	normale	inhibée
				
				
				
				
				

Fig. III. — Sériation des hémihétéromorphoses et des asymétries. Dans chaque colonne, les figures rangées de haut en bas correspondent à un retard progressif de la cicatrisation du côté droit de la section.

régénération asymétrique aux dépens de l'hémihétéromorphose, empêche également la production de l'hétéromorphose.

Bien que résultant de mécanismes fondamentalement différents, hémihétéromorphose et hétéromorphose sont donc favorisées par les mêmes facteurs. Ces facteurs agissent vraisemblablement sur le seul phénomène commun à l'hétéromorphose de queue et l'hémihétéromorphose de queue : la régénération d'une extrémité caudale par un blastème ou un demi-blastème qui fournirait normalement une extrémité céphalique. Ces facteurs favorisants agiraient seulement sur le système antéro-postérieur en inhibant le changement des propriétés métaboliques de niveau qui constitue le phénomène essentiel de la régulation de ce système.

V. — Résumé.

1° L'hémihétéromorphose de queue consiste en la production d'une tête et d'une queue sur la même section transversale. L'anomalie débute par une régénération de tête asymétrique. L'aire complémentaire de la demi-tête annexe le blastème retardé et le détermine en une queue qui possède d'emblée une symétrie bilatérale. La structure de cette queue dépend de l'importance du décalage de la cicatrisation entre les deux moitiés (hémihétéromorphoses primaires et hémihétéromorphoses secondaires). Par un mécanisme analogue, l'aire complémentaire peut provoquer la différenciation dans la souche d'un pharynx à polarité normale.

2° Comme l'hétéromorphose, l'hémihétéromorphose primaire peut être suivie de la production, par épimorphose régulatrice, d'une tête supplémentaire tératomorphique. La différenciation d'un pharynx supplémentaire peut, par un mécanisme analogue, être suivie de la différenciation de ganglions cérébroïdes et d'yeux supplémentaires.

3° Après ablation d'une moitié de tête par deux sections perpendiculaires, la demi-tête demeurée en place fournit un régénérat longitudinal, capable, comme l'aire complémentaire d'une tête asymétrique, de déterminer, dans certaines conditions (strychnine), la formation d'un pharynx supplémentaire dans la souche ou d'une queue réduite à partir de la demi-section transversale.

4° L'hémihétéromorphose est favorisée par la présence d'une section postérieure rapprochée, par l'action de la strychnine, par une régénération après inhibition en milieu hypertonique à basse température. L'hypertonie du milieu tend à l'inhiber.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Je m'efforcerai de dégager dans ces conclusions les diverses notions, résultant des données expérimentales apportées par ce mémoire, qui offrent une portée générale relative aux phénomènes de la morphogénèse chez les Planaires.

1) *Nature des systèmes morphogénétiques.* — L'interprétation des régénérations anormales et de leurs régulations secondaires n'est possible qu'en faisant appel à la notion de système axial autorégulateur. Chaque système est conçu comme une séquence de niveaux différenciés par leur métabolisme et solidaires les uns des autres. Mais les relations entre ces

niveaux doivent être conçus de façon plus souple que dans la théorie du gradient axial de CHILD. Il n'existe pas de région dominante privilégiée exerçant unilatéralement une action inhibitrice sur toutes les autres. Chaque niveau inhibe, dans le reste du système, la naissance d'un autre niveau semblable qui détruirait la séquence normale des niveaux.

Il existe dans le corps de la Planaire deux systèmes axiaux indépendants : le système antéro-postérieur et le système transversal ou médio-latéral. Ce dernier est fondamentalement bilatéral et toute régulation à partir d'un fragment quelconque de ce système tend à mettre immédiatement en place ses deux moitiés symétriques. Dans l'hétéromorphose de queue, une symétrie apparaît dans le système antéro-postérieur ; mais cette symétrie est instable et tend à évoluer vers un dédoublement complet du système.

Il existe sans doute un système d'intégration dorso-ventral que l'expérience ne permet pas de mettre en évidence. Dans les cas où un défaut de place empêche la régulation du système antéro-postérieur ou transversal, celle-ci ne se produit jamais en direction dorso-ventrale (têtes tératomorphiques et têtes supplémentaires secondaires). Tous les mécanismes régulateurs observés s'effectuent dans un plan.

2) **Autorégulation des systèmes.** — La régulation implique une modification métabolique réalisant le changement de spécification de certains niveaux du système primitif. Dans la régulation du système antéro-postérieur — et peut-être aussi dans celle du système transversal — les niveaux manquants les premiers mis en place sont les niveaux extrêmes les plus distaux. L'absence de niveaux spécifiés dans la partie proximale d'un jeune régénérat explique la possibilité de la seconde détermination de cette région observée lors de la régulation des têtes tératomorphiques (Chap. III).

Lorsque la régénération comporte, après une épimorphose dans un blastème, une métamorphose ou morphallaxie des parties anciennes, cette morphallaxie met en place les parties manquantes les plus proximales du système. La succession épimorphose-morphallaxie est une manifestation de la règle de différenciation basipète du système autorégulateur. La morphogenèse par morphallaxie n'est que le prolongement de l'épimorphose.

La séquence des niveaux manquants complète normalement la séquence des niveaux du système lésé. Exception faite pour l'hétéromorphose, la séquence des niveaux subsiste dans les régénérats qui s'accroissent en direction anormale, par suite des conditions offertes à la régénération.

Toute région du corps se trouve intégrée dans les deux systèmes antéro-postérieur et transversal. Un changement de spécification résultant d'une régulation par épimorphose du système antéro-postérieur ne modifie pas les propriétés de la région relativement au système transversal. Aussi, dans la régénération antéro-postérieure, le système transversal est-il déterminé point par point par la base : une demi-section transversale régénère une demi-tête. Par contre, les phénomènes de morphallaxie, qui la complètent, entraînent, dans les parties anciennes, un changement de spécification relativement aux deux systèmes (Chap. II).

3) **Rôle morphogénétique du mésenchyme.** — Le substratum des systèmes morphogénétiques est le mésenchyme qui contient les néoblastes. L'étude des invaginations épidermiques observées dans les têtes tératomorphiques démontre que l'épiderme régénéré, qui provient des néoblastes, revêt en quelque sorte passivement les tissus mésenchymateux, sans jouer aucun rôle directeur dans la morphogénèse.

Les éléments cellulaires issus des néoblastes qui subissent une différenciation cellulaire irréversible se trouvent de ce fait isolés du système d'interaction qui a déterminé cette différenciation. Les ganglions et les organes sensoriels mis en place dans la différenciation des têtes tératomorphiques ne disparaissent pas sous l'influence de la nouvelle répartition des systèmes mésodermiques qui s'effectue lors de la régulation secondaire de l'anomalie.

4) **Importance des processus cicatriciels.** — J'ai montré que les modalités des phénomènes préliminaires de la régénération (fermeture de la blessure et cicatrisation), en fixant la forme du blastème et ses relations avec les parties anciennes, jouent un rôle essentiel dans la régénération. Ils conditionnent la production d'un grand nombre d'anomalies (têtes tératomorphiques, régénérats asymétriques, hémihétéromorphoses) qui représentent toutes, au moins au début de leur formation, des régénérats incomplets. Dans ces régénérations anormales, la régulation des systèmes morphogénétiques s'effectue normalement mais la forme, l'étendue et la disposition des blastèmes ne permettent pas la mise en place régulière des niveaux morphogénétiques nouveaux résultant de la régulation.

Dans les têtes tératomorphiques, l'opposition entre les côtés droit et gauche de la section détermine l'absence de certaines régions ou la fusion de régions homologues symétriques. Les têtes tératomorphiques obtenues chez *P. lobata* sont très analogues à celles des Planaires d'eau douce dont la production a été interprétée par CHILD grâce à une hypothèse admettant un trouble des mécanismes régulateurs du système antéro-postérieur ou une inhibition du métabolisme du régénérat par les parties anciennes du fragment. L'interprétation que j'ai proposée est toute différente et plus conforme aux faits observés durant la phase préliminaire de la régénération. L'influence du niveau de la section sur la fréquence de ces anomalies est indirecte : elle s'explique par la répartition inégale des contractions musculaires selon l'axe antéro-postérieur du corps.

Dans les régénérats asymétriques, une portion de régénérat retardée entre sous la dominance inhibitrice de l'aire complémentaire du demi-régénérat précoce.

Dans l'hémihétéromorphose de queue, la portion de régénérat retardée au lieu de fournir une tête, se trouve annexée par l'aire complémentaire de la portion plus avancée et fournit une queue.

5) **L'hétéromorphose.** — Parmi les anomalies étudiées, l'hétéromorphose est la seule qui se montre indépendante des conditions de cicatrisation et doit être interprétée comme impliquant essentiellement un trouble des mécanismes autorégulateurs du système morphogénétique antéro-postérieur.

L'hétéromorphose se produit chez *P. lobata* dans des conditions différentes de l'hétéromorphose chez les Planaires d'eau douce. L'hypothèse des territoires morphogénétiques partiels doit être rejetée.

La fréquence et la nature des anomalies hétéromorphiques varie selon les régions du système antéro-postérieur. L'hétéromorphose de tête se produit seulement aux niveaux antérieurs et correspond à un défaut de transformation de ces niveaux en niveaux plus postérieurs. L'hétéromorphose de queue se produit aux niveaux postérieurs par un défaut de transformation en niveaux plus antérieurs.

Le régénérat hétéromorphique, au lieu de contenir les niveaux absents dans les parties anciennes, reproduit seulement les niveaux qui y sont déjà représentés ou la majeure partie de ceux-ci, et la séquence des niveaux (polarité) est, dans le régénérat hétéromorphique, inverse de leur séquence dans les parties anciennes (inversion de polarité).

Un régénérat hétéromorphique peut se compléter par une morphallaxie qui parachève l'épimorphose. Cette morphallaxie s'accompagne d'une inversion de la polarité originelle des tissus remaniés. Elle ne peut s'observer que dans la région prépharyngienne de la souche.

L'hétéromorphose est favorisée ou défavorisée par certains facteurs externes ou internes qui exercent des influences de même sens sur la production des hémihétéromorphoses. Les facteurs favorables à l'hétéromorphose (section postérieure rapprochée, strychnine, inhibition temporaire en milieu hypertonique) inhibent les changements métaboliques de spécification de niveau qui constituent le phénomène essentiel de la régénération. L'hypertonie, au contraire, conserve les propriétés régulatrices des parties anciennes.

6) *Épimorphose et morphallaxie régulatrices sans section.* — La morphogenèse n'est pas nécessairement liée à la formation d'un blastème consécutive à un appel de néoblastes sur une section. Toutes les anomalies décrites (régénérats asymétriques, têtes tératomorphiques, hétéromorphoses et hémihétéromorphoses) sont le siège de phénomènes morphogénétiques tardifs qui ne sont pas en relation directe avec la section initiale et qui s'effectuent souvent dans une direction différente de la première épimorphose. J'ai classé les processus morphogénétiques secondaires en épimorphose régulatrice et morphallaxie régulatrice par juxtaposition ou par superposition. Tous ces cas de régulation sont liés à la récupération de l'intégrité d'un système dont la régénération anormale n'avait, en raison des conditions de cicatrisation, mis en place qu'une partie.

Notons, cependant, que la morphallaxie régulatrice par superposition consiste en une deuxième manifestation, cette fois-ci normale, du système antéro-postérieur dans un blastème déjà partiellement utilisé.

La tendance régulatrice d'un système morphogénétique est donc capable, à elle seule, de provoquer le déplacement, la multiplication et la différenciation des néoblastes et les phénomènes de croissance différentielle qui caractérisent la morphogenèse. L'épimorphose régénératrice aux dépens d'un blastème néoblastique sur une section ne représente qu'un cas particulier de la morphogenèse régénératrice.

L'épimorphose et la morphallaxie régénératrices s'effectuent approximativement à la même vitesse chez tous les individus. Par contre, les phénomènes morphogénétiques secondaires sont soumis à d'importantes variations individuelles. De plus, l'épimorphose régénératrice et l'épimorphose régulatrice présentent des sensibilités différentes à l'hypertonie.

71 **Sériation des anomalies.** — Pour chaque type d'anomalie étudiée (asymétries, têtes tératomorphiques, hétéromorphoses, hémihétéromorphoses), on observe divers termes représentant une série continue.

Chaque série est conditionnée par deux facteurs : le facteur déterminant l'anomalie et un facteur antagoniste régulateur qui tend à rétablir la structure normale des systèmes.

Dans le cas des hétéromorphoses, c'est le niveau qui conditionne la formation et la structure de l'anomalie. Les phénomènes de régulation secondaire réalisent en fait une complication de l'anomalie. Pour tous les autres cas (asymétries, hémihétéromorphoses, têtes tératomorphiques), c'est la cicatrisation qui est le facteur déterminant, l'épimorphose (ou la morphallaxie) régulatrice le facteur antagoniste.

Les conditions physiologiques individuelles jouent un rôle important dans la sériation des anomalies. Les facteurs individuels se manifestent dans les processus de cicatrisation (têtes tératomorphiques), ou dans l'autorégulation des systèmes lésés (hétéromorphoses à partir de sections dans les régions prépharyngienne et pharyngienne antérieure). Mais ils se manifestent surtout dans les phénomènes de régulation secondaire dont dépend la réalisation définitive de l'anomalie. Cette variation individuelle est vraisemblablement conférée par la variabilité des conditions de milieu auxquelles sont soumis les individus avant leur capture.

Tous les facteurs externes étudiés agissent d'une part sur la cicatrisation, d'autre part sur l'épimorphose normale (hétéromorphose) et surtout l'épimorphose régulatrice (asymétries). Ces agents influencent la cicatrisation en accentuant (strychnine) ou en atténuant (milieu hypertonique) son caractère anormal. Aucun agent est capable de créer une anomalie dans la cicatrisation : la plupart des anomalies étudiées sont susceptibles d'apparaître en milieu normal.

Certains agents chimiques favorisent l'inversion de la polarité et semblent la provoquer dans la région pré-pharyngienne où elle est ordinairement impossible, mais le faible pourcentage des cas obtenus suggère l'intervention de facteurs individuels. Enfin, les agents chimiques influencent la régulation secondaire en l'accélérant ou en la retardant, sans toutefois masquer l'intervention des facteurs individuels.

En résumé, dans la production des anomalies, interviennent constamment des facteurs internes liés à la section (niveau, conditions de la section) ou à l'individu (état physiologique général) en même temps que des agents externes. Ainsi, s'explique la variabilité toujours observée dans les résultats expérimentaux.

8) **Systèmes morphogénétiques et individualité.** — Les phénomènes de régulation secondaire des anomalies ne tendent pas nécessairement à la reconstitution de l'individualité première détruite par l'intervention initiale. S'il en est ainsi dans la régénération asymétrique et les têtes tératomorphiques, par contre, dans les hétéromorphoses et les hémihétéromorphoses, les phénomènes morphogénétiques secondaires aboutissent à l'édification d'organes supplémentaires représentant une individualité nouvelle greffée sur la première ou superposée à elle.

Dans le cas des hémihétéromorphoses, le germe de la nouvelle individualité est représenté par l'aire complémentaire, portion de système antéro-postérieur non intégrée au système antéro-postérieur de la souche. Dans le cas des hétéromorphoses, le régénérat hétéromorphique tout entier, en réalisant la duplication des parties anciennes, amorce le dédoublement de l'individualité. Ainsi, les phénomènes de régulation concernent les systèmes d'intégration, mais non l'individualité dans son ensemble.

RÉSUMÉ

Dans ce mémoire sont décrites et analysées dans leur déterminisme diverses anomalies de la régénération chez la Planaire marine littorale *Procerodes lobata*. La production de ces anomalies qui, pour la plupart, n'étaient pas connues chez les Planaires d'eau douce, est liée vraisemblablement aux facultés d'adaptation de cette espèce à des conditions de milieu (principalement de salinité) très variables.

1) La plupart de ces régénérats anormaux (régénérats asymétriques, têtes tératomorphiques, hémihétéromorphoses) sont déterminés par des anomalies des processus de fermeture de la blessure et de cicatrisation qui sont analysés en détail. Les contractions musculaires, d'une part, la présence de l'intestin sur une partie de la section, d'autre part, retardent la formation de la pellicule anhiste et sa colonisation par un épiderme cicatriciel néoformé.

Les facteurs internes (forme et longueur du fragment) ou externes (hypertonie, strychnine) agissent en général sur la régénération en modifiant les conditions de fermeture et de cicatrisation et, par cet intermédiaire, la forme du blastème et ses relations avec les parties anciennes.

2) Lorsque la cicatrisation est retardée en milieu hypertonique, sur une portion de section transversale, l'autre portion engendre un régénérat asymétrique qui présente une régulation secondaire latérale (aire de détermination complémentaire). Le régénérat retardé subit de la part de l'aire complémentaire du régénérat avancé une influence inhibitrice qui peut être levée par ablation de celui-ci. Il en résulte un renversement de l'asymétrie.

L'inhibition porte seulement sur les niveaux du système antéro-postérieur qui sont représentés dans le régénérat avancé ; d'où une série de têtes asymétriques qui correspondent à un décalage chronologique plus ou moins grand dans la cicatrisation des deux moitiés de la section.

L'asymétrie de la cicatrisation peut conduire à l'hémihétéromorphose, anomalie dans laquelle une tête et une queue sont régénérées sur la même section transversale. L'analyse du phénomène montre que la queue inverse résulte de l'annexion du demi-blastème retardé (hémihétéromorphoses) ou de la souche (pharynx supplémentaires) par l'aire complémentaire du régénérat avancé. J'ai pu obtenir certaines de ces anomalies par régénération après excision d'une demi-tête par une portion de section sagittale et une demi-section transversale.

3) Une forte contraction musculaire des bords de la plaie modifie la forme du blastème et provoque la régénération d'une série de têtes anormales décrites sous le nom de têtes tératomorphiques, dans lesquelles certains organes pairs manquent ou se fusionnent avec leur homotype. La fréquence de ces anomalies est fonction du niveau antéro-postérieur de section, mais j'ai provoqué, en pratiquant des sections en V, leur formation à partir de niveaux antérieurs où elles n'apparaissent pas sur des sections transversales. L'interprétation donnée par CHILD des anomalies analogues observées sur les Planaires d'eau douce peut être rejetée. La production des têtes tératomorphiques relève seulement des conditions de fermeture de la blessure.

Les têtes tératomorphiques présentent des invaginations épidermiques irrégulières, ayant pour origine la forme contractée de la section de départ. Leur présence montre que l'épiderme n'intervient pas activement dans la morphogénèse régénératrice.

4) L'hétéromorphose de tête et de queue (renversement de la polarité) est la seule anomalie qui ne paraît pas liée aux conditions de cicatrisation, mais à un défaut ou à un trouble des mécanismes régulateurs en direction antéro-postérieure.

L'hétéromorphose de tête est constante dans la région antérieure de la Planaire, l'hétéromorphose de queue constante dans la région post-pharyngienne. On peut obtenir des queues hétéromorphiques à peu près symétriques des parties anciennes par rapport au plan de section lorsque celle-ci intéresse la région prépharyngienne ou la région post-pharyngienne. Leur production est favorisée dans les fragments courts et par l'influence de la strychnine, ou lors d'une régénération préalablement inhibée par un séjour à basse température en milieu hypertonique.

5) La production de toutes ces anomalies est également sous la dépendance de facteurs physiologiques qui peuvent modifier les mécanismes régulateurs.

6) Toutes les régénérations anormales peuvent être le point de départ de phénomènes morphogénétiques secondaires, non directement liés à l'intervention initiale, pouvant aboutir soit à la restitution de l'individu primitif, soit à l'édification d'organes supplémentaires, mais qui, dans tous les cas, complètent par régulation les portions de système morphogénétique antéro-postérieur ou transversal mises en place par la régénération anormale.

Les têtes asymétriques se complètent par une épimorphose régulatrice de l'aire complémentaire qui est inhibée en milieu hypertonique. Les têtes tératomorphiques peuvent récupérer une structure normale par une morphallaxie régulatrice différenciant de nouveaux organes (ganglions nerveux et organes sensoriels) qui peuvent être soit juxtaposés aux premiers (mor-

phallaxie régulatrice par juxtaposition) soit superposés à eux (morphallaxie régulatrice par superposition) sans provoquer leur régression.

Les hétéromorphoses et les hémihétéromorphoses peuvent engendrer secondairement des têtes latérales plus ou moins tératomorphiques qui sont produites en partie par la souche, en partie par la queue inverse et complètent les deux portions de système antéro-postérieur en opposition.

La morphogénèse chez les Planaires n'est donc pas nécessairement liée à un appel de néoblastes sur une surface de section.

7) Les régénérations anormales et les phénomènes morphogénétiques secondaires dont elles peuvent être le siège sont interprétés par les propriétés autorégulatrices de deux systèmes morphogénétiques axiaux à substratum mésodermique, l'un longitudinal ou antéro-postérieur, l'autre transversal et fondamentalement bilatéral. Chaque système comporte une séquence de niveaux différenciés par la nature de leur métabolisme et exerçant chacun une action de dominance qui inhibe la formation d'un niveau identique dans ce système.

TRAVAUX CITÉS

- ABELOOS (M.) (1930). — Recherches expérimentales sur la croissance et la régénération chez les Planaires. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, t. 64.
- (1932). — La régénération et les problèmes de la morphogénèse (Gauthier-Villars).
- ALLÉE (W. C.) (1928). — Studies in animal aggregations : mass protection from fresh water for *Procerodes*, a marine Turbellarian. *Journ. Exp. Zool.*, t. 50.
- (1929). — Mass protection from hypotonic sea water for *Procerodes*, a marine Turbellarian. *Journ. Exp. Zool.*, t. 54.
- BARDEEN (C. R.) (1902). — Embryonic and regenerative development in Planarians. *Biol. Bull.*, t. 3.
- BEADLE (L. C.) (1934). — Osmotic regulation in *Gunda ulvæ*. *Journ. Exp. Biol.*, t. 11.
- BRÖNDSTED (H. V.) (1955). — Planarian regeneration. *Biol. Reviews*, t. 30.
- CAULLERY (M.) et MESNIL (F.) (1897). — Sur un cas de ramification chez un Annélide *Dodecaceria concharum*. *Zoolog. Anzeiger*, t. 20.
- CHANDEBOIS (R.) (1950). — Inhibition partielle de la régénération chez la Planaire marine *Procerodes lobata*. *C. R. Acad. Sc.*, t. 231.
- (1951). — Etude expérimentale des régénérations asymétriques chez la Planaire marine *Procerodes lobata*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. 76.
- (1952). — Hétéromorphoses et hémihétéromorphoses chez la Planaire marine *Procerodes lobata*. *C. R. Acad. Sc.*, t. 234.
- (1952). — Variations régionales des processus de cicatrisation chez la Planaire marine *Procerodes lobata*. *C. R. Soc. Biol.*, t. 146.
- (1953). — Déterminisme des anomalies de la régénération de la tête chez la Planaire marine *Procerodes lobata*. *C. R. Acad. Sc.*, t. 236.
- (1954). — Sur *Procerodes dohrni* Wilhelmi, Triclade marine nouvelle pour la faune de France et les caractères qui la distinguent de *Procerodes lobata* O. Schmidt. *Bull. Soc. Zool. France*, t. 79.
- (1954). — Comportement de l'épiderme dans les régénérats tératomorphiques chez la Planaire marine *Procerodes lobata*. *C. R. Acad. Sc.*, t. 239.
- (1955). — Sur les phénomènes d'hémihétéromorphose chez la Planaire marine *Procerodes lobata*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. 80.

- CHILD (C. M.) (1941). — Patterns and problems of development. *The University of Chicago Press*.
- DUBOIS (F.) (1949). — Contribution à l'étude de la migration des cellules de régénération chez les Planaires dulcicoles. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, t. 83.
- FOWLER (L. H.) (1935). — Relative effect of biologically conditioned and other extremely hypotonic water on the tissues of the marine Turbellarian *Procerodes wheatlandi*. *Physiol. Zool.*, t. 8.
- GOETSCH (W.) (1925). — Regeneration und Determination. *Biol. Zentralblatt*, t. 45.
- GUYÉNOT (E.) (1927). — Le problème morphogénétique dans la régénération des Urodèles : détermination et potentialités des régénérats. *Rev. suisse de Zool.*, t. 34.
- JANDA (V.) (1929). — Über einen besonderen Fall von Heteromorphose und andere künstlich erzeugte Abnormitäten bei *Criodrilus lacuum*. *Arch. Entw. Mech.*, t. 114.
- LENDER (Th.) (1952). — Le rôle inducteur du cerveau dans la régénération des yeux d'une Planaire d'eau douce. *Bull. Biol. France et Belg.*, t. 86.
- LLOYD (D. J.) (1914). — The influence of osmotic pressure upon regeneration of *Gunda ulvæ*. *Proc. Roy. Soc. of London*, t. 88.
- LOEB (J.) (1891). — Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. Bd. I. Würzburg.
- LUS (J.) (1926). — Regenerationversuche an marinen Tricladen. *Arch. Entw. Mech.*, t. 108.
- MIFUNE (S.) (1953). — The effects of Lithium Chloride and Low Temperature on Head Regeneration of *Planaria*. *Annot. Zool. Japonenses*, t. 26.
- MORGAN (T. H.) (1900). — Regeneration in Planarians. *Arch. Entw. Mech.*, t. 10.
- (1902). — Growth and regeneration in *Planaria lugubris*. *Arch. Entw. Mech.*, t. 13.
- (1904). — The control of heteromorphosis in *Planaria maculata*. *Arch. Entw. Mech.*, t. 17.
- PANTIN (C. F. A.) (1931). — The adaptation of *Gunda* to salinity. *Journ. Exp. Biol.*, t. 8.
- RAND (H. W.) et BOYDEN (E. C.) (1913). — The inequality of the two eyes in regenerating Planarians. *Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool.*, t. 36.
- SENGEL (Ph.) (1951). — Sur les conditions de la régénération normale du pharynx chez la Planaire d'eau douce *Dugesia lugubris*. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, t. 145.
- STEIMANN (P.) (1908). — Untersuchungen über das Verhalten des Verdauungssystems bei der Regeneration der Tricladen. *Arch. Entw. Mech.*, t. 25.
- (1926). — Prospektive Analyse von Restitutionsvorgängen. I. *Arch. Entw. Mech.*, t. 108.
- STEVENS (N. M.) (1907). — A histological study of regeneration in *Planaria simplicissima*, *P. maculata* and *P. morgani*. *Arch. Entw. Mech.*, t. 24.
- VERHOEF (A. M.) (1946). — The mitotic activity during the regeneration of *Polycelis nigra*. *Proc. K. Ned. Ak. Wet.*, t. 49.
- VOGT (C.) (1891). — Le parasitisme transitoire d'un Turbellarié Triclade (*Gunda* sp.). *C. R. Assoc. Fran. Av. Sc.*, 20^e session Marseille.
- WATANABE (Y.) (1935). — Head frequency in *Euplanaria maculata* in relation to the nervous system. *Physiol. Zool.*, t. 8.
- WILHELMI (J.) (1909). — Tricladen. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, t. 32.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Dégénérescence et régénération
du système nerveux central et périphérique
chez les Vertébrés poïkilothermes.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 19 juin 1956

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. PÉRÈS.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

JEAN SARRAILH.

